VISIT…

59

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

П. П. ГАМБАРЯН

БЕГ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Приспособительные особенности органов движения

-062-

ЛИЧНАЯ
профессора
Юдичева Ю.Г.
БИБЛИОТЕКА

Издательство
«НАУКА»
Ленинградское
отделение
Ленинград
1972

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
ZOOLOGICAL INSTITUTE

P. P. GAMBARJAN

THE RUNNING OF MAMMALS

Adaptational features of locomotional organs

УДК 591.171 : 599.0

Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Гамбарян П. П. 1972. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—334.

Монография посвящена выяснению путей специализации млекопитающих в беге и является результатом многолетних исследований, проведенных в природных и экспериментальных условиях с широким применением рапидной киносъемки. Последовательно разбираются аллюры млекопитающих, биомеханика их наземной локомоции, приспособление к бегу у копытных, хоботных, хищных, зайцеобразных, грызунов, кенгуру. В обобщающей главе дана классификация способов и форм бега млекопитающих. Илл. — 217, табл. — 37, библ. — 185 назв.

Ответственные редакторы
А. А. СТРЕЛКОВ и *К. А. ЮДИН*

2-10-6
835-72

В В Е Д Е Н И Е

Млекопитающие занимают господствующее положение в мире животных. Этому немало способствует их высокая активность, выразившаяся в возникновении совершенных и очень разнообразных способов передвижения в разных средах: наземной, подземной, воздушной и водной. Эволюция млекопитающих шла в основном по пути усовершенствования именно наземного передвижения; остальные типы движения возникли вторично, и на его основе.

Быстрота и маневренность движений играют большую роль в жизни млекопитающих при спасении от врагов и стихийных бедствий, при охоте, в период половой активности, при необходимости преодоления значительных пространств до водопоев, пастбищ и т. д. Недостаточная быстрота и маневренность в движении может вызвать гибель отдельных особей, популяций и даже видов животных, поэтому усовершенствование локомоции следует рассматривать как важный фактор в борьбе за существование. Это привело к развитию у них разнообразных форм быстрой наземной локомоции. Все они характеризуются наличием стадии свободного полета, и поэтому такие формы локомоции названы бегом.

Исследование механики бега и связанных с ней особенностей строения органов движения представляет значительный теоретический и практический интерес для зоологов разных специальностей, биофизиков и даже техников; последних биомеханика движения интересует в связи с моделированием принципиально новых инженерных конструкций. Особенно важны такого рода исследования для морфологов, так как они дают возможность понять функциональное значение и причины изменения отдельных органов и их систем. Не менее важны такие исследования для систематиков-териологов. Классическая систематика обычно использует особенности строения органов движения формально, в виде дополнительных диагностических признаков, без учета их самостоятельного значения в эволюции. Между тем понимание процессов перестройки органов движения позволяет с новых позиций подходить к построению естественной системы отдельных групп животных. Так, исследования по аэродинамике и механике полета птиц позволили орнитологам не только расшифровать значение ряда морфологических структур, но и успешно применить полученные таким путем факты для филогенетических построений (Козлова, 1946; Штегман, 1950, 1957; Юдин, 1950, 1965, и др.).

Бег млекопитающих издавна привлекал к себе внимание человека. Однако единой теории наземной локомоции пока не существует. Описания органов движения многих видов млекопитающих появились уже в конце XVIII в., однако точная характеристика таких форм движения, известных уже со времен глубокой старины, как рысь, иноходь и галоп, стала возможной только в конце прошлого столетия с усовершенствованием фотографии. Развитие методики изучения движения позволило сразу же выявить большое разнообразие его форм и послужило толчком для дальнейшей

разработки новых приемов исследования и уточнения описания самих движений.

Выявившееся разнообразие форм движения (аллюры), свойственное каждому отдельному животному, вызвало необходимость их классификации. В результате Майбриджем (Muybridge, 1887) была предложена очень удобная и простая система определения форм локомоции, основанная на последовательности перемещения конечностей и смен стадий опоры. Эта система позволила устанавливать сходство и различие в локомоции отдельных животных и послужила основой для описания и классификации аллюров. Однако этого оказалось недостаточно для расшифровки механики движения, так как само понятие «аллюр» имеет дело больше с относительными временными связями в движении и характеризует таким образом лишь одну сторону локомоции. Другие важнейшие особенности движения (скорость бега, расстояние, проходимое животным за время стадии полета, размах сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей и в позвоночном столбе) составляют вторую сторону. Лишь знание последних позволит судить о работе скелета и мышц.

Тем не менее лишь в ходе развития учения об аллюрах и осознания ограниченности представления о них стала выявляться необходимость выделения особых типов бега, понятие о которых должно включать биомеханическую сторону движения животных. Одной из первых и в то же время наиболее удачной классификацией типов бега млекопитающих, в основном копытных и хоботных, следует признать схему Грегори (Gregory, 1912), выделившего четыре типа бега (полускоростной — subcursorial, скоростной — cursorial, полутяжелый — mediportal и тяжелый — graviportal) на основе скорости и выносливости, а также влияния массы тела на механику движения животных. Им же было показано, что эти типы бега облегчают понимание процесса филогенетических изменений скелетных элементов конечностей некоторых млекопитающих (копытные, хоботные).

Впоследствии был предложен еще ряд классификаций типов бега (Böker, 1935; Глаголев, 1941, 1952; Касьяненко, 1956, и др.), а также общих теорий локомоции (Gray,1953, 1961, 1968; Bekker, 1955; Smith and Savadge, 1956; Rashevsky, 1960; Otoway, 1961; Александер, 1970, и др.). Однако эти исследования страдают односторонностью, которая у первых выражается в определении типов движения только по частным морфологическим особенностям строения и положения аутоподия, а у вторых — в некотором отрыве от изучения движения конкретных объектов.

В настоящее время в литературе можно найти немало сведений, имеющих прямое отношение к рассматриваемой нами проблеме. Можно упомянуть исследования по функциональной и экологической морфологии, экологии, этологии и палеонтологии млекопитающих, так или иначе касающиеся отдельных сторон движения или путей перестройки органов локомоции. Но все эти работы имели иные задачи, изучение движения в них не является самоцелью. Это уменьшает ценность приводимых в них фактов, делает их односторонними, недостаточными для понимания путей и направлений преобразования органов движения в ходе приспособления к быстрому бегу.

Экологические и этологические исследования, казалось, должны были бы иметь большое значение для выяснения тех сторон жизнедеятельности и поведения, которые обусловливают особенности движения и строения млекопитающих. К сожалению, круг вопросов, охватываемый этими направлениями, обычно очень мало связан с рассматриваемой нами проблемой.[1]

[1] Классический круг вопросов экологии: местообитание, динамика численности, размножение, питание, линька, враги и паразиты, суточная и сезонная активность. Этология же в основном занимается описанием и типизацией поз и поведения животных при разных состояниях возбуждения.

Исследования палеонтологов позволяют понять исторические пути изменения скелета млекопитающих, однако о функциональном значении выявленных отличий палеонтологи вынуждены судить только по аналогии с современными формами, степень изученности которых оставляет желать лучшего.

Применение законов статики и математических расчетов, широко используемых в учении о сопротивлении материалов, позволило морфологам расшифровать многие особенности строения и структуры скелета животных. Однако в такого рода работах (Gray, 1944; Pauwels, 1948; Kummer, 1959a, 1959b, 1960, и др.) отсутствуют сведения о динамических нагрузках, имеющих, по всей вероятности, решающее значение для изменения структуры скелета.

Работы по функциональной и экологической морфологии, имеющие целью выяснение зависимости между строением органов и их функцией, как это ни странно, обычно пренебрегают биомеханическим анализом. С последним чаще имеют дело при изучении механики спортивных упражнений и трудовых процессов человека. Значительно реже такой анализ используют в изучении движений домашних животных (как правило, лошадей). К сожалению, сравнительно-биомеханические исследования фактически еще никем не проводились. Между тем только они могут служить основой для суждения о степени различий функций органов движения у отдельных видов и групп млекопитающих.

Особенно не хватает сравнительно-биомеханических характеристик движений, количественных данных, характеризующих морфологию органов движения, а также выяснения тех сторон жизнедеятельности, которые определяют особенности механики движения и зависящие от них изменения скелета и мышц. Оставляет желать лучшего и сам подход к исследованию проблемы. В многочисленных работах, посвященных движению млекопитающих, до настоящего времени не проводился принцип настоящего (а не декларативного) морфо-функционального анализа. По существу, мы располагаем набором изолированных описаний различных сторон явления без попыток их синтеза. Со времен Грегори (Gregory, 1912) не предпринималось также попыток рассматривать бег разных групп млекопитающих в эволюционном плане с учетом преемственности и многообразия возможных биомеханических решений одних и тех же задач на одной или разной исходной основе.

Чтобы заполнить указанные пробелы, и предлагается настоящая монография, посвященная изучению направлений приспособительных изменений органов движения у млекопитающих, зависящих от специализации в быстрой наземной локомоции.

Обширные задачи предлагаемой монографии вызвали необходимость усовершенствовать некоторые методические приемы, а в ряде случаев выработать новые методы исследования.

Для получения однородных и целесообразных количественных характеристик органов движения был проведен подробный морфологический анализ скелета и мышц конечностей, а также позвоночного столба более ста видов семи отрядов млекопитающих. Бо́льшая часть материалов для этой цели была добыта в экспедициях, проведенных в различных областях Советского Союза, где одновременно собирались основные материалы по биомеханике бега и экологии исследуемых животных. Часть материалов получена из обширных коллекционных фондов Зоологического института Академии наук СССР. Для уточнения и проверки особенностей движения ряда млекопитающих, выявленных при полевых исследованиях, проводились дополнительные лабораторные эксперименты.

Все сравнительно-биомеханические и морфологические данные, за редкими, специально оговоренными исключевиями, оригинальны. Я не ставил

задачи привести полную библиографию по всем затрагиваемым в монографии вопросам (экология, биомеханика, морфология и т. д.), тем более что в цитированной литературе приводятся сводки, в которых дается подробная библиография подобного рода.

Выполнение настоящей работы оказалось возможным только благодаря поддержке и постоянно благожелательному отношению к моим исследованиям со стороны дирекции Зоологического института в лице академика Б. Е. Быховского, зав. лабораторией наземных позвоночных доктора биологических наук А. И. Иванова и зав. отделением млекопитающих доктора биологических наук И. М. Громова.

В оформлении работы неоценимую помощь оказали доктора биологических наук А. А. Стрелков и К. А. Юдин. Большинство рисунков в монографии выполнены художниками Е. Я. Захаровым и В. Н. Ляховым. Товарищеская помощь и поддержка друзей — Ф. Я. Дзержинского, О. В. Егорова, В. Б. Суханова и П. П. Стрелкова и учеников — К. М. Гаспаряна, М. Ф. Жуковой, В. С. Карапетян, С. К. Межлумян, Л. Е. Оганесян, Р. О. Оганесяна, Т. Г. Протопоповой и Р. Г. Рухкяна — позволили мне закончить предлагаемую монографию.

Глава первая

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сравнительно-анатомический и сравнительно-биомеханический методы исследования были основными в работе. Для того чтобы вывести действительно объективную зависимость между типом движения и строением животного, очень важен принцип подбора материала. С одной стороны, чем ближе систематическое положение сравниваемых животных, тем больше вероятность, что разница в строении их органов движения соответствует особенностям механики движения. С другой стороны, для того чтобы выяснить основные пути приспособления к бегу у млекопитающих, необходимо охватить по возможности большее число форм, далеких в систематическом отношении, отличающихся друг от друга размерами тела и механикой бега. Поэтому мною подбирались формы (табл. 1), в разной степени приспособленные к бегу, из нескольких отрядов млекопитающих (сумчатые, грызуны, зайцеобразные, хищники, парнокопытные, непарнокопытные, хоботные). Насекомоядные не включены в таблицу в связи с тем, что не удалось достать специализированных в беге форм насекомоядных из сем. *Macroscelidae*, хотя ежи и землеройки исследовались. В каждом отряде, по мере возможности, изучалось наибольшее количество форм. При этом особое внимание уделялось группам, в пределах отдельных семейств и подсемейств которых имелись виды, разные по глубине специализации в беге. К сожалению, в ряде случаев подбор видов оказался случайным, зависящим от падежа в зоопарках. Обычно морфологическому и биомеханическому анализу подвергались и скелет и мышцы животных (табл. 1), но в ряде случаев пришлось ограничиться лишь скелетом (в табл. 1 виды, у которых изучен лишь скелет, не приводятся).

Полученные морфологические данные по домашним животным я не привожу, за редким исключением, так как считаю, что возможные доместикационные изменения могут заметно исказить приспособительную механику движения их конечностей.

Хотя наш материал далеко не охватывает всех специализированных в беге форм, однако исследованы почти все основные направления специализации в беге. Во всяком случае данный материал позволяет с полной отчетливостью показать многообразие возможных путей специализации млекопитающих в быстрой наземной локомоции. Наибольшее разнообразие форм специализации в беге наблюдается у копытных и грызунов. Естественно, что эти группы изучены более подробно, чем хищники и зайцеобразные.

Суждения о глубине специализации в беге составлялись на основе сопоставления показателей скорости и выносливости, величин прыжков и т. д. Для получения этих данных применялись разные методы полевых наблюдений, позволяющие объективно оценивать эти стороны биологии животных. Сведения о скоростях бега частью взяты из литературы (Andrews, 1924; Зверев, 1948; Раков, 1955; Grzimek and Grzimek, 1960; Слудский, 1962; Соломатин, 1965, и др.), частью оригинальны. Последние

Таблица 1

Перечень видов, подвергавшихся морфологическим и биомеханическим исследованиям

Отряды, семейства и виды	Количество экземпляров, проанализированных морфологически	Характеристика биомеханического анализа	
		по киносъемке, кадр./сек.	по фотографиям и следам
Отряд сумчатые (*Marsupialia*)			
Кенгуру гигантская (*Macropus giganteus*)	1	—	+
Кенгуру рыжая (*M. rufus*)	2	—	+
Отряд грызуны (*Rodentia*)			
Сем. беличьи (*Sciuridae*)			
Персидская белка (*Sciurus persicus*)	3	—	+
Обыкновенная белка (*S. vulgaris*)	3	300	+
Тонкопалый суслик (*Spermophilopsis leptodactylus*)	3	40, 500	+
Длиннохвостый суслик (*Citellus parryi*)	3	64	+
Европейский суслик (*C. citellus*)	5	96, 180	+
Алтайский сурок (*Marmota baibacina*)	2	—	—
Тарбаган (*M. sibirica*)	2	—	—
Длиннохвостый сурок (*M. caudata*)	1	96	—
Сем. дикобразы (*Hystricidae*)			
Индийский дикобраз (*Hystrix leucura*)	2	—	—
Сем. агутиевые (*Dasyproctidae*)			
Агути (*Dasyprocta agouti*)	2	120	+
Сем. нутриевые (*Myocastoridae*)			
Нутрия (*Myocastor coypus*)	3	—	+
Сем. тушканчики (*Dipodidae*)			
Лесная мышовка (*Sicista betulina*)	2	—	—
Кавказская мышовка (*S. caucasica*)	1	—	—
Длиннохвостая мышовка (*S. caudata*)	1	—	—
Большой тушканчик (*Allactaga jaculus*)	2	—	—
Горный тушканчик (*A. williamsi*)	4	120	+
Тушканчик-прыгун (*A. saltator*)	1	120	—
Тушканчик Северцова (*A. severtzovi*)	2	—	—
Толстохвостый тушканчик (*Pygerethmus platyurus*)	2	—	—
Тушканчик Лихтенштейна (*Eremodipus lichtensteini*)	1	—	—
Сем. мыши (*Muridae*)			
Пластинчатозубая крыса (*Nesokia indica*)	2	—	—
Пасюк (*Rattus norvegicus*)	6	120, 64	+
Туркестанская крыса (*R. turkestanicus*)	2	—	—
Conilurus sp.	1	—	—
Сем. хомякообразные (*Cricetidae*)			
Мышевидный хомячок (*Calomyscus bailwardi*)	6	64, 120, 300	+
Джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*)	5	96, 300	+
Серый хомячок (*Cricetulus migratorius*)	6	96, 1080	+
Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*)	2	—	—
Малоазийский хомяк (*Mesocricetus Brandti*)	5	120, 300	+
Малоазийская песчанка (*Meriones blackleri*)	12	64, 120, 1000	+
Персидская песчанка (*M. persicus*)	10	96, 300	+
Полуденная песчанка (*M. meridianus*)	10	96, 300	+
Краснохвостая песчанка (*M. erythrourus*)	2	300	+
Песчанка Виноградова (*M. vinogradovi*)	10	96, 300	+
Большая песчанка (*Rhombomys opimus*)	2	40	+

Таблица 1 (*продолжение*)

Отряды, семейства и виды	Количество экземпляров, проанализированных морфологически	Характеристика биомеханического анализа	
		по киносъемке, кадр./сек.	по фотографиям и следам
Отряд зайцеобразные (***Lagomorpha***)			
Сем. зайцы (*Leporidae*)			
Заяц-беляк (*Lepus timidus*)	5	—	+
Заяц-русак (*L. europaeus*)	6	—	+
Заяц-толай (*L. tolai*)	1	—	—
Сем. пищухи (*Lagomyidae*)			
Северная пищуха (*Ochotona alpina*)	3	64	+
Монгольская пищуха (*O. pricei*)	1	64	—
Отряд хищные (***Carnivora***)			
Сем. собачьи (*Canidae*)			
Волк (*Canis lupus*)	4	120	+
Шакал (*C. aureus*)	1	—	—
Обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*)	3	—	—
Корсак (*V. corsak*)	1	—	+
Енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*)	2	350	+
Гиеновая собака (*Procyon pictus*)	2	—	—
Сем. медвежьи (*Ursidae*)			
Бурый медведь (*Ursus arctos*)	5	120	+
Черный медведь (*U. tibetanus*)	2	—	—
Бируанг (*U. malajanus*)	1	—	—
Сем. куньи (*Mustelidae*)			
Ласка (*Mustela nivalis*)	2	96	+
Черный хорек (*M. putorius*)	1	—	—
Степной хорек (*M. eversmanni*)	1	—	—
Перевязка (*Vormela peregusna*)	4	40	+
Каменная куница (*Martes foina*)	2	300	+
Росомаха (*Gulo gulo*)	1	—	—
Медоед (*Mellivora indica*)	1	—	—
Барсук (*Meles meles*)	6	120	+
Выдра (*Lutra lutra*)	3	—	+
Калан (*Enhydra lutris*)	1	—	—
Сем. кошачьи (*Felidae*)			
Камышовый кот (*Felis chaus*)	2	—	—
Рысь (*F. lynx*)	2	—	+
Каракал (*F. caracal*)	1	—	—
Манул (*F. manul*)	1	—	—
Леопард (*F. pardus*)	4	—	+
Барс, или ирбис (*F. uncia*)	2	—	—
Пантера (*F. pantera*)	1	—	—
Пума (*F. concolor*)	2	—	—
Ягуар (*F. onza*)	1	—	—
Лев (*F. leo*)	3	—	+
Гепард (*Acinonyx jubatus*)	3	—	+
Отряд непарнокопытные (***Perissodactyla***)			
Сем. тапиры (*Tapiridae*)			
Американский тапир (*Tapirus americanus*)	1	40	+
Сем. лошадиные (*Equidae*)			
Кулан (*Equus hemionus onager*)	3	40	+
Зебра (*E. quagga chapmani*)	2	—	+

Таблица 1 (*продолжение*)

Отряды, семейства и виды	Количество экземпляров, проанализированных морфологически	Характеристика биомеханического анализа	
		по киносъемке, кадр./сек.	по фотографиям и следам
Отряд парнокопытные (***Artiodactyla***)			
Сем. олени (*Cervidae*)			
Косуля (*Capreolus capreolus*)	2	120	+
Европейская лань (*Cervus dama*)	2	—	+
Пятнистый олень (*C. nippon*)	2	40, 64	+
Благородный олень (*C. elaphus*)	3	—	+
Северный олень (*Rangifer tarandus*)	8	64	+
Сем. жирафы (*Giraffidae*)			
Жирафа (*Giraffa camelopardalis*)	2	64	+
Сем. кабарговые (*Moschidae*)			
Кабарга (*Moschus moschiferus*)	1	—	—
Сем. полорогие (*Bovidae*)			
Джейран (*Gazella subgutturosa*)	2	40	+
Сайга (*Saiga tatarica*)	8	64	+
Серна (*Rupicapra rupicapra*)	5	64	+
Безоаровый козел (*Capra aegagrus*)	2	—	+
Сибирский козел (*C. sibirica*)	4	64	+
Винторогий козел (*C. falconeri*)	5	64	+
Тур (*C. caucasica*)	5	64	+
Азиатский муфлон (*Ovis orientalis*)	2	—	+
Архар (*O. ammon*)	1	—	—
Зубр (*Bison bonasus*)	2	64	+
Бизон (*B. americanus*)	1	64	+
Зебу (*Bos indicus*)	1	—	—
Гну (*Connochaetes gnou*)	3		+
Канна (*Taurotragus oryx*)	3	—	+
Куду (*Strepsiceros cudu*)	1	—	—
Аноа (*Anoa depressicornis*)	1	—	—
Як (*Phoëphagus mutus*)	1	—	—
Отряд хоботные (***Proboscidea***)			
Индийский слон (*Elephas indicus*)	1	120	+
Африканский слон (*Loxodonta africana*)	1	—	+

Примечание. «+» — анализ по фотографиям и следам произведен, «-» — не произведен.

получены путем замера скорости при помощи спидометров автомашин, мотоциклов, в некоторых случаях и с вертолета, другие — по анализам киносъемок и, наконец, визуально в поле с секундомерами. Точность показаний спидометров сверялась на участках известной протяженности с помощью секундомера. Кроме сверки спидометра, велось подробное описание опыта как в отношении работы машины, так и поведения животного. Особо отмечалось, имелась ли пробуксовка колес машины, шло ли животное на уровне преследующей его машины, отставало или перегоняло ее и т. д. Несмотря на относительную неточность опытов с применением спидометров машины, при их помощи получено наибольшее количество сведений, как литературных, так и собственных, о скорости и выносливости крупных равнинных животных. При изучении скорости бега животных, обитающих в сильно пересеченной местности, показания спидометров, естественно, не могли быть использованы; в этом случае определение скорости проводилось другими методами. При анализе киносъемок скорость бега определялась по перемещению тела животного по отношению к ориентиру, включенному в кадр.

При наличии сведений о скорости съемки, выраженной в кадрах в 1 сек., и о средней длине тела животного оказалось возможным высчитывать скорость бега животного с точностью +10%.

Наиболее точные определения скорости при наблюдениях в природе производились на местности, где остается следовая дорожка (незакрепленные пески, пухлые солончаки, сырые такыры, свежая пороша и т. д.). Секундомер включался в момент достижения животным какого-либо ориентира и выключался или при переходе зверя на другой аллюр, или при достижении им следующего ориентира. Измерения по следам с описанием характера следов дают наиболее точные сведения о скоростях бега при разных аллюрах. Значительно сложнее определение скорости бега на местности, где следовая дорожка не обнаруживается. В этом случае удачные результаты можно получить, лишь работая вдвоем. Включая секундомер на время перебежки животного от одного до другого ориентира, ведущий с места руководит измерениями, проводимыми помощником. При работе в одиночку ориентиры вблизи становятся зачастую неузнаваемы и измерения сильно затрудняются. В некоторых случаях удобно определять расстояние геометрически. Из ряда геометрических способов был использован следующий. В точке наблюдения забивался столбик (рис. 1, *О*). От него по направлению к ориентирам (*А* и *Б*) натягивались нити около метра длиной (*Оа* и *Об*). От точки *О* под прямым углом к *Оа* и *Об* натягивались нити *Ов* и *Ог* (желательно, чтобы эти нити были длиной не менее 5 м). От точки *в* к ориентиру *А*, а от точки *г* к ориентиру *Б* натягиваются небольшие нити (не более метра длиною). Измеряется точная величина полученных катетов *Ов* и *Ог* и углов *аОб*, *ОвА* и *ОгБ*. По катету и углу каждого прямоугольного треугольника узнаются расстояния *ОА* и *ОБ*, а затем по *ОА*, *ОБ* и углу между ними высчитывается искомое расстояние *АБ*. Для точности измерений следует пользоваться следующими правилами. Чем больше расстояние *ОА*, тем больше должны быть нити, образующие катеты прямоугольных треугольников (*Оа* и *Об*). Вся система прямых (*Оа*, *Об*, *Ов*, *вд*, *Ог*, *гв*) по мере возможности должна быть расположена в горизонтальной плоскости. Достигается это вбиванием колышков по отвесу, а натяжение нитей производится с контролем транспортира. Если наблюдения проводятся за перебежками животных по склонам гор, то вся система должна быть расположена в плоскости треугольника *ОАБ*. С одним помощником эти геометрические построения выполняются в течение 3—5 мин. на горизонтальных участках и свыше 10 мин. на склонах гор.

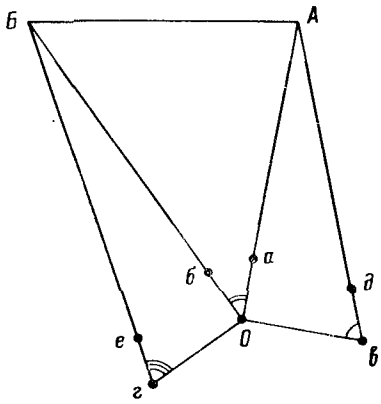


Рис. 1. Геометрический способ определения расстояния между двумя точками *А* и *Б*.

Объяснение в тексте.

С вертолета скорость определялась лишь в тех случаях, когда животное бежало со скоростью, примерно равной скорости вертолета, на большое расстояние, которое можно было измерить по карте.

Для характеристики условий бега нередко необходимо определить угол наклона горы. Если нет геологического компаса, угол измеряется следующим образом: между двумя точками по склону натягивается нить. К какой-либо точке нити опускается отвес. Измеряется угол между отвесом и нитью.

При измерении величины прыжков необходимо учитывать разницу в уровнях его начала и конца. Это нетрудно выполнить, натянув нить по линии прыжка и определив соответствующий угол.

Для сравнительно-биомеханических исследований, которым придавалось особое значение, использовались все возможные методы: от анализа следов, отдельных фотографий и киносъемок до работы со специальными приборами, определяющими силу толчков конечностей.

Изучение следов позволяет уточнить ряд особенностей бега животных. Поэтому была разработана методика измерения следов и составлена определительная таблица аллюров по следам (см. ниже, стр. 48). Для суждения о цикле бега нужно отыскать участок, имеющий по крайней мере пять последовательных следов, т. е. отрезок пути полного шага между следами одной и той же ноги. От первого следа к пятому проводится прямая (рис. 2), принимаемая как ось цикла или шага. На ось цикла от переднего края каждого следа опускается перпендикуляр. Величина перпендикуляров (рис. 2, *1*, *2*) характеризует ширину постановки конечностей. Величина отрезков между перпендикулярами определяет характер отдельных стадий полного шага (рис. 2, *3—6*).

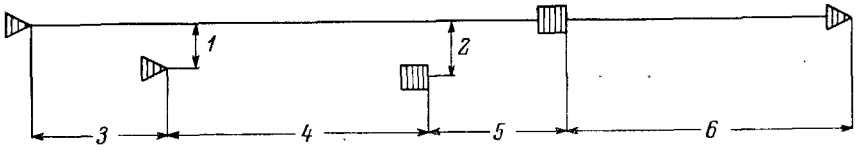


Рис. 2. Методика измерения следов.

1 — ширина постановки задних, *2* — передних конечностей; *3* — задний шаг; *4* — растянутый полет; *5* — передний шаг; *6* — перекрещенный полет. *Треугольники* — следы задних, *квадраты* — передних конечностей.

По четким фотографиям двигающегося животного зачастую можно судить об аллюре (способ определения аллюров по фотографии см. ниже, стр. 49), углах в суставах конечностей и сгибательно-разгибательных движениях позвоночного столба. При наличии ряда фотографий двигающегося животного проводилась врисовка в контуры животного положения его скелета, что позволяло уже судить о примерных размахах движения в суставах конечностей и т. д. Однако самый ценный материал для изучения сравнительной биомеханики движений получен с помощью киносъемок. Для анализа продолжительности опоры и переноса конечностей метится каждый пятый кадр. Если на полный шаг приходится менее 30 кадров, работа каждой конечности анализируется в отдельности, т. е. участок пленки с полным шагом просматривается четыре раза. Если на полный шаг приходится более 30 кадров, то анализ удобнее вести по мере протягива-

Таблица 2

Анализ киносъемки передвижения жирафы

Номера кадров	*пп*	*лп*	*пз*	*лз*	Номера кадров	*пп*	*лп*	*пз*	*лз*	Номера кадров	*пп*	*лп*	*пз*	*лз*	Номера кадров	*пп*	*лп*	*пз*	*лз*
1—6	+	+	+	+	30	—	+	—	+	61	—	+	+	+	92	+	—	+	—
7	+	+	+	+	31	—	+	—	+	62	+	+	+	+	93—101	+	—	+	—
8	+	+	+	+	32—38	—	+	—	+	63—69	+	+	+	+	102	+	—	+	+
9	+	+	—	+	39	—	+	—	+	70	+	+	+	—	103—120	+	—	+	+
10	+	+	—	+	40	—	+	+	+	71	+	+	+	—	121	+	+	+	+
11—28	+	+	—	+	41	—	+	+	+	72—90	+	+	+	—					
29	+	+	—	+	42—60	—	+	+	+	91	+	+	+	—					

Примечание. *пп* — правая передняя, *лп* — левая передняя, *пз* — правая задняя, *лз* — левая задняя конечности. «+» — опора каждой конечности; «—» — свободный перенос.

ния пленки. Данные об опоре и переносе каждой конечности записывают в виде таблицы (табл. 2). При этом подсчитываются кадры, где положение четырех конечностей по отношению к почве оказывается идентичным. Переходные же моменты работы конечностей в отношении их отрыва или приземления просматриваются особенно тщательно, и в таблице в это время производится покадровая запись (табл. 2). Полученные таким образом интервалы опоры и переноса каждой конечности и смены опорных стадий в цикле служат для определения аллюра животного.

Далее каждый кадр увеличивается и в контуры врисовывается скелет конечностей. Определенное по скелету изменение углов в суставах конечностей позволяет судить о размахе движения в суставах. Если, кроме того, имеются сведения о скорости съемок, то можно составить представление о примерных угловых скоростях движения в суставах конечностей.

Полученные таким способом схемы движения скелета имеют большое значение для изучения работы мышц конечностей. Они особенно необходимы для анализа работы двусуставных мышц, сокращение и натяжение которых зависит как от сгибательно-разгибательных движений в этих суставах одновременно, так и от расстояния их прикрепления от центра каждого сустава. Из ряда кадров с врисованными скелетами можно выбрать крайние варианты положения конечностей. Сравнение этих схем при схожих формах локомоции разных видов животных дает наглядное представление о характере отличий в работе мышц этих зверей.

У ряда видов мелких млекопитающих проводился анализ силовых показателей отталкивания и приземления при прыжках разной величины. Для этой цели был сконструирован специальный прибор, состоящий из бегового коридора с подающей и принимающей клетками. В середине коридора имелся участок длиной 1.5 м с прозрачной стеклянной стенкой. Дно этой части коридора раздвижное. В образуемое свободное пространство устанавливается сосуд с водой. Животное гонялось с одного в другой конец коридора. После нескольких падений в воду животное привыкает перепрыгивать через водную преграду и приучается не бросаться на стекло. Во время опыта стекло убирается и все съемки проводятся без стекла. Приучив животное прыгать на заданное расстояние, на краях сосуда с водой устанавливали подвижные площадки, регистрирующие силу толчков при отталкивании и приземлении.

Из многих испробованных систем механоэлектрических датчиков в работе были использованы две.[1] В первой каждая из площадок соединялась нерастяжимой нитью с рычагом потенциометра, к клеммам которого присоединялись провода, соединенные через усилитель с осциллографом. Рычажок потенциометра натяжением нитей перемещался пропорционально давлению на площадки, а возвращался в исходное положение натяжением резины (рис. 3, *1*). Смещение рычага потенциометра меняло сопротивление, что приводило к изменению характера осциллограммы. Сила толчков выяснялась после опытов по сравнению полученных осциллограмм с эталонными осциллограммами от грузиков, помещенных на подающую и принимающую площадки. Во второй системе изменение сопротивления возникало за счет сдавливания кусочка кожи, на внутреннюю поверхность его насыпали порошкообразный графит. Кожа устанавливалась на пластинку винипласта, покрытого медной фольгой. Фольга вырезалась способом травления по определенной форме (рис. 3, *9*). При сжатии кожи пылинки графита сближались, в связи с чем менялось сопротивление. Изменение сопротивления, как и в первой системе, фиксировалось на осциллограмме. Эталонная осциллограмма получалась после каждого опыта при помощи помещения на площадки грузиков. В этой второй сис-

[1] Погрешности, связанные с методикой, описаны ниже (см. стр. 84).

теме, кроме вертикальных, фиксировались и горизонтальные показатели силы. Свободный ход площадок ограничивался толщиной кожи и не превышал 0.5 мм. Синхронно с включением осциллографа включался 16-миллиметровый киносъемочный аппарат (Пентафлекс-16). На осциллограмму наносилась метка времени 500 гц, а на кинопленку — 50 гц. Анализ осциллограмм проводился параллельно с контролем кадров киноленты. Такие опыты проводились только с мелкими животными (песчанки, хомячки, суслики, пищухи, ласки и др.).

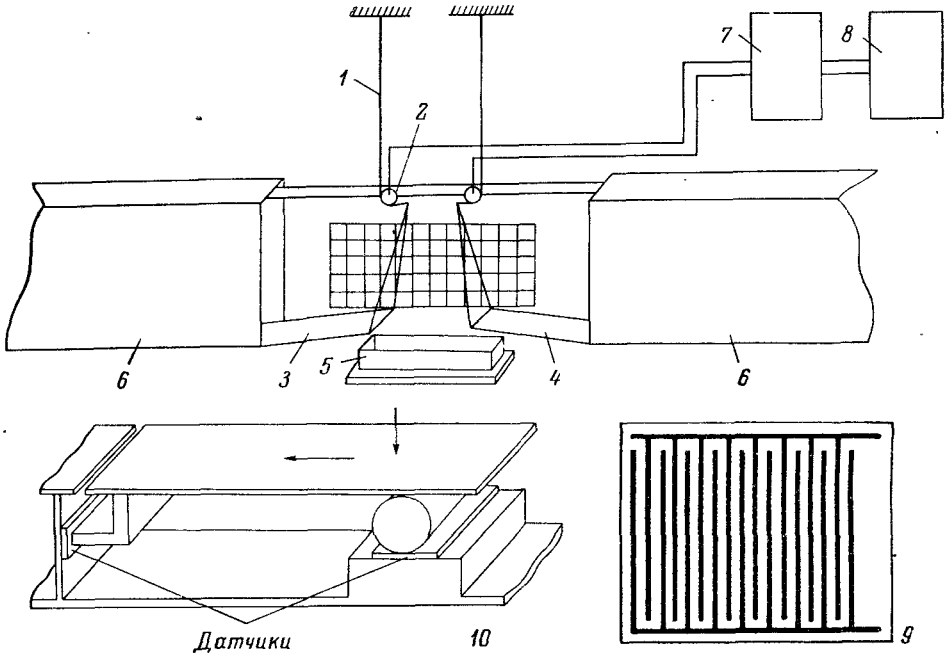


Рис. 3. Схема прибора для биомеханических исследований.

1 — резина, оттягивающая рычажок потенциометра в исходное положение; *2* — потенциометр; *3* — подающая площадка; *4* — принимающая площадка; *5*— сосуд с водой; *6* — прогонный коридор; *7* — усилитель; *8* — осциллограф; *9* — способ вытравки фольги для экспериментальных площадок; *10* — экспериментальные площадки второго типа. *Стрелки* — направления исследуемого давления.

После окончания серии опытов с последовательных кадров наиболее типичного прыжка изготовлялись фотоотпечатки животных в естественную величину. По этим фотографиям рисовались трафареты животного. На трафаретах в соответствующей позе липким пластырем закреплялось усыпленное животное и в станке Борелли (рис. 4) определялось покадровое положение центра тяжести животного, которое служило контролем для изучения динамики его перемещения в определенных фазах цикла движения.[2] Сама динамика перемещения центра тяжести определялась по покадровым картонным моделям движущегося животного.[3] Модели уста-

[2] Станок Борелли представляет собой закрепленную в воске призму, на грань которой устанавливается пластинка плексигласа, несущая на середине бороздку. Совмещение бороздки с гранью призмы приводит к уравновешиванию пластинки в горизонтальной плоскости. На пластинку кладется животное, закрепленное на трафарете. Подтягивая трафарет в разные стороны, добиваются уравновешивания пластинки и наносят на трафарет две точки, соответствующие линии грани призмы. Затем поворачивают животное и вновь его уравновешивают. Таким образом наносится вторая прямая. Пересечением этих прямых находят положение центра тяжести животного, графически изображенного на трафарете.

[3] Как правило, центр тяжести картонных моделей, определенный обычным путем, оказывается в пределах ошибки, получаемой при определении центра тяжести на животном и зависящей от трудностей его укрепления в положении, соответствующем контурам кадра.

навливались на фон, аналогичный фону, применяемому при съемках животных, и по проекции центров тяжести выяснялись основные показатели динамики его перемещения (скорость, ускорение, углы перемещения по отношению к горизонтальной плоскости и т. д.). Закончив работы с определением центра тяжести, со зверька, закрепленного в положении каждого кадра, делались рентгеноснимки. Во все трафареты впоследствии врисовывался скелет, положение которого уточнялось по серии рентгеноснимков. Все указанные способы получения исходных данных для биомеханического анализа позволили составить довольно четкое представление в количественных величинах о различиях механики движения отдельных видов млекопитающих. В свою очередь механика движения должна служить основой для понимания строения животных. Поэтому и для морфологических исследований нужно было найти методы получения количественных характеристик органов движения, которые позволяли бы судить о зависимости строения скелета и мышц от особенностей механики движения.

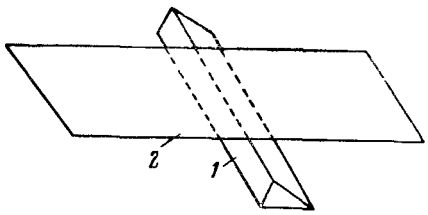


Рис. 4. Станок Борелли.

1 — дюралевая призма; 2 — пластинка из плексигласа.

Методика сравнительной характеристики работы мышц у разных видов животных заключалась в определении их относительного веса и плеч рычагов приложения силы. Для этой цели взвешивались все мышцы конечностей и некоторые мышцы туловища и вычислялось их процентное отношение к сумме весов мышц конечностей. В случаях, когда у сравниваемых видов наблюдались заметные различия структуры мышц, вводились соответствующие поправки (все такие случаи оговорены в тексте). Для определения рычагов приложения силы мышц зарисовывались трафареты костей, на которые наносились контуры прикрепления каждой мышцы. Затем опускался перпендикуляр от центра движения в суставе на линию тяги мышцы. Из-за линейного прикрепления мышцы обычно опускалось два перпендикуляра. Измерением их длины получали два значения рычага приложения силы мышцы, которые усреднялись, или при неравномерной толщине мышцы для среднего вводились дополнительные поправки.

У мышц, в которых наблюдались явные различия структурного характера, измерялись углы перистости. Для этой цели транспортир устанавливался вдоль сухожилия, а закрепленная к середине транспортира нить натягивалась вдоль волокна мышцы. Для ряда мышц, кроме того, определялся угол приложения силы к кости. При этом транспортир прикладывался вдоль кости, а нить натягивалась вдоль волокна мышцы.

Во всех случаях, когда анализ мышц проводился более чем на трех экземплярах (табл. 1), индексы (процентное отношение веса мышцы к весу суммы мышц конечностей) обрабатывались статистически. При этом оказалось, что для всех мышц, индекс которых превышает 0.5, коэффициент вариации не превышал 15% и обычно был меньше 10%. Поэтому при сравнении индексов мышц отдельных видов различия, более 1.2-кратных, считались достаточно объективными. Менее заметные различия не использовались.

Для обсуждения особенностей строения скелета проводились разнообразные измерения на костях и вычисления индексов. При измерении сегментов конечностей во всех случаях, кроме специально оговоренных, определялась максимальная длина костей. Кроме того, у всех видов для получения относительных величин сегментов конечностей измерялась длина поясничного и грудного отделов позвоночного столба. На разобранных скелетах предварительно производилось соединение всех костей с по-

мощью пластилина. Делалось это следующим образом. На головку тела каждого позвонка прикреплялся кусочек пластилина, затем позвонки склеивались так, чтобы суставные отростки образовывали естественные по виду суставы. Этим способом увеличивалось измеряемое расстояние приблизительно на толщину межпозвоночных хрящей. Если не ставились пластилиновые прослойки, то восстановить естественное положение суставов не удавалось.

Для иллюстрации изменений в длинах сегментов конечностей при специализации к разным типам бега мне казалось удобнее использовать отношение длин сегментов к сумме длин грудного и поясничного отделов позвоночного столба. При этом принималось, что длина позвоночного столба в филогенезе этих животных относительно стабильна, т. е. она удлиняется и укорачивается пропорционально увеличению животных и независимо от удлинения конечностей.

Специализация в быстром беге связана с затратой большой энергии, для обеспечения этого увеличения расхода энергии должна повышаться интенсивность обмена веществ. Отсюда, вероятно, возникла необходимость в увеличении размеров легких, сердца и кишечного тракта. Все это должно было вызвать и увеличение длины позвоночника. С другой стороны, для увеличения длины прыжка и скорости бега выгоднее расположение центра тяжести ближе к задним, толчковым конечностям, что должно было требовать сокращения длины позвоночника. Эти два противоположных влияния, по-видимому, обусловливают относительную стабильность величины позвоночника. Принятое во многих работах вычисление индексов к сумме длин сегментов конечностей мне кажется менее удобным и, главное, менее правомочным. При таком методе невозможно подметить общую тенденцию в удлинении конечностей. Кроме того, увеличение какого-либо сегмента при этом методе ведет к уменьшению относительных размеров двух других сегментов, что в свою очередь приводит к дополнительным ошибкам при обсуждении. Например, сравнение длин сегментов передних и задних конечностей в связи с так называемым арифметическим миражом [4] привело к заключению о процессе редуцирования передних конечностей у животных, приспособленных к двуногому рикошету. Общую тенденцию сокращения или удлинения сегментов легче уловить при вычислении индексов к длине туловища или туловищного отдела позвоночного столба, но некоторые полезные соотношения лучше заметны при вычислении индексов внутри конечностей. Последние особенно полезны для сравнения с литературными данными. Так, многочисленные палеонтологические исследования соотношения длин сегментов обычно строятся на вычислении индексов к сумме длин всех трех сегментов конечностей или соотношений сегментов (Gregory, 1912; Osborn, 1936, 1942, и др.). Аналогичный метод вычисления применялся и при изучении современных млекопитающих (Howell, 1944; Егоров, 1955, и др.). Нередко, кроме такой системы вычисления индексов, употребляют индексы отношения сегментов к длине туловища или отдельных сегментов друг к другу и т. д. (Böker, 1935; Briant, 1945; Соколов, Клебанова и Соколов, 1964; Полякова, 1965, и др.).

---

[4] Арифметический мираж — получение нереальных цифровых закономерностей, зависящих от исходной методической ошибки.

Глава вторая

АЛЛЮРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЛОКОМОЦИЙ

В изучении локомоций особенного совершенства достигло учение об аллюрах. Под аллюрами (allure — у французских авторов, gait — у английских) я понимаю характер передвижения животных, определяемых последовательностями как перемещения конечностей, так и смен стадий в цикле. Теоретически можно представить себе шесть последовательностей движения конечностей: 1) симметричную диагональную (рис. 5, *А*), когда за движением передней следует задняя противоположной стороны; 2) симметричную латеральную (рис. 5, *Б*), когда за движением передней следует задняя той же стороны;[1] 3) асимметричную диагональную прямую (рис. 5, *В*); 4) асимметричную диагональную обратную (рис. 5, B_1), когда за двумя

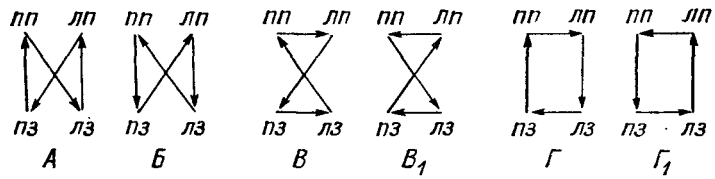


Рис. 5. Шесть возможных последовательностей движения конечностей.

А, *Б* — симметричные: *А* — диагональная, *Б* — латеральная; *В*—*Г* — асимметричные: *В*—B_1 — диагональные, *Г*—$Г_1$ — латеральные, *В*, *Г* — прямые, B_1, $Г_1$ — обратные; *пп* — правая передняя; *лп* — левая передняя; *пз* — правая задняя; *лз* — левая задняя конечности.

передними следует движение задней, противоположной последней передней конечности; 5) асимметричную латеральную прямую (рис. 5, *Г*); 6) асимметричную латеральную обратную (рис. 5, $Г_1$), когда за движением двух передних конечностей движется задняя той же стороны.[2] Кроме того, различают двуногие аллюры, которые, как будет показано ниже, могут возникать на базе симметричных и асимметричных аллюров.

История изучения локомоции наземных четвероногих уходит в далекое прошлое. Такие понятия, как рысь, галоп, иноходь, существовали гораздо раньше, чем их научная характеристика. Точная же регистрация движений, можно сказать, начинается с изучения на слух ударов копыт лошади, к каждой конечности которой прикреплялся колокольчик со

[1] Термины «диагональная и латеральная симметричная последовательности» сложились давно, хотя они и не передают суть различий между ними. Определение «латеральная» может даже ввести в заблуждение, подчеркивая особую связь движения конечностей одной стороны.

[2] Аллюры, основанные на двух первых последовательностях, называются симметричными, а на четырех остальных — асимметричными. Такое же деление аллюров принимали Круа (Croix, 1929), Бурдель (Burdelle, 1934), Хауэлл (Howell, 1944) и Суханов (1963, 1967, 1968).

специфическим тоном звонка (Goiffon et Vincent, 1779). С помощью этого метода были впервые разработаны понятия о разнотемповых походках (двух- и четырехтемповые рысь и иноходь, трех- и четырехтемповый галоп и т. д.). Гуаффоном и Винсентом предложена графическая запись походок в виде четырех линеек, каждая из которых соответствует одной конечности. На этих линейках отмечаются моменты ударов копыт и их ритм, равномерный или неравномерный.

Марей (Марей, 1875; Marey, 1894) добился более совершенной регистрации движений с помощью сконструированных им самозаписывающих

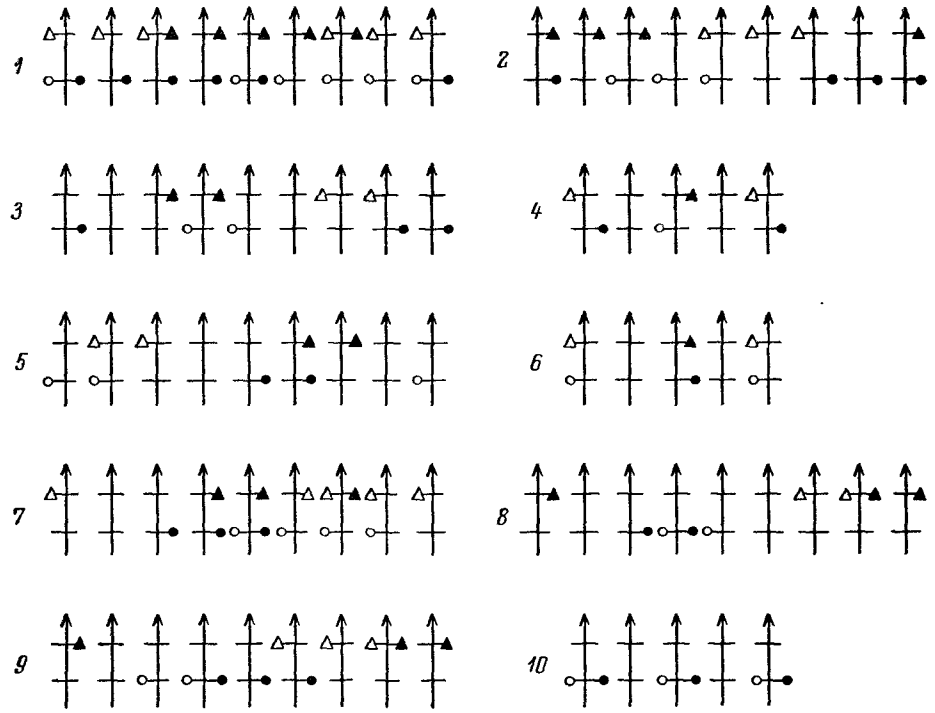


Рис. 6. Графический способ изображения аллюров Майбриджем. (По: Muybridge, 1887).

1 — walk; *2* — amble; *3—4* — trot; *5—6* — rack; *7* — canter; *8* — rotatary-gallop; *9* — transverso-gallop; *10* — ricochet. Остальные объяснения в тексте.

приборов (пневматические самописцы Марея), позволивших ему не только определять чередование моментов ударов конечностей, но и судить о продолжительности опоры и свободного ее переноса. Он уточнил характеристику шага, рыси, иноходи, трех- и четырехтемпового галопа, установил продолжительность опоры и переноса конечностей при этих формах локомоции, а также динамику сил давления копыт на почву. Для графической характеристики аллюров он значительно усовершенствовал метод нотных линеек, широко применявшихся и до него (Goiffon et Vincent, 1779). Все это позволило Марею подвергнуть ревизии взгляды его предшественников на аллюры.

Одновременно с Мареем, но иным способом, изучал аллюры Майбридж (Muybridge, 1887), который анализировал тип перемещения животных по серии моментальных фотографий. Протягивая поперек линии движения животного нити, соединенные с затворами ряда фотоаппаратов, он добился их последовательного включения самим животным. Изучение получен-

ных таким способом серий снимков животных в движении позволило ему подробно описать разные аллюры. Майбридж обращал особое внимание на опорные стадии. Под опорной стадией он понимал часть цикла, характеризующуюся определенным сочетанием конечностей, находящихся в этот момент на земле. Майбридж предложил каждую стадию изображать в виде стрелки (туловище), к которой перпендикулярно подходят линии конечностей. Если линия оканчивается кружочками (для задних конечностей) или треугольниками (для передних конечностей), то это значит, что в этой стадии конечность находится на земле (рис. 6). Отсутствие кружочка или треугольника в какой-либо стадии свидетельствует о переносе в воздухе соответствующей конечности. Им же доказано, что в цикле четвероногого четырехтемпового движения должно иметься восемь опорных стадий, возникающих в связи с тем, что каждая конечность в цикле движения имеет фазы опоры и свободного переноса. При работе какой-либо пары конечностей в унисон соответственно сокращается и количество опорных стадий в цикле.

Майбридж описывает восемь аллюров: walk, amble, trot, rack (или pace), canter, transverso-gallop, rotatory-gallop, ricochet. Все остальные типы движения он считает отклонением от нормы. При шаге (walk) происходит смена трехопорных на двухопорные (латеральные и диагональные) стадии (рис. 6, *1*). Иногда в шаге появляется четырехопорная стадия или выпадает двухопорная стадия латеральной опоры. При amble (по терминологии Суханова (1963, 1968) — быстрый шаг) трехопорные стадии замещаются на одноопорные (*2*). Рысь (trot) и иноходь (rack, или pace) описывается Майбриджем в двух вариантах. В первом происходит смена одноопорной, двухопорной стадий вновь на одноопорную со стадией полета в воздухе.[3] Во втором варианте двухопорные стадии чередуются с полетом в воздухе. Иноходь (*5*, *6*) от рыси (*3*, *4*) отличается по двухопорным стадиям, которые для рыси диагональные, а для иноходи латеральные. При кантере (canter) в первой половине цикла происходит смена стадий опоры, как при шаге, а во второй половине цикла, как при amble. Иногда во второй половине цикла одна из двухопорных стадий замещается стадией полета в воздухе (*7*).

Галоп характеризуется поочередным отталкиванием задними конечностями, после чего наступает стадия полета в воздухе, заканчивающаяся приземлением на передние конечности, отталкивание которыми вновь приводит к вторичному полету в воздухе. Если после первой стадии полета приземление совершается на конечность, противоположную последней отталкивающей, то такой галоп называется диагональным — transverso-gallop (*9*), а если на конечность той же стороны — латеральным — rotatory-gallop (*8*). Нередко первая стадия полета замещается опорой на одну заднюю и одну переднюю конечности. Кроме того, Майбридж описывает двуногий аллюр — ricochet (*10*).

Таким образом, в конце прошлого столетия завершается определенный этап в изучении аллюров, во время которого появились уже точные характеристики целого ряда аллюров, были выработаны два основных направления их графического изображения: система записи на линейках (Goiffon et Vincent, 1779; Марей, 1875) и запись плана опоры в виде восьми опорных стадий (Muybridge, 1887). Значительно уточняет наши представления об аллюрах работа Хауэлла (Howell, 1944), который усовершенствовал характеристику аллюров. Как и Майбридж, Хауэлл при характеристике аллюров придавал особое значение восьмитактному графическому их

[3] В понятие «полет» вкладывается физический смысл свободного полета тела, брошенного под углом к горизонту. Ни о каком активном полете, свойственном птицам, при беге и речи быть не может.

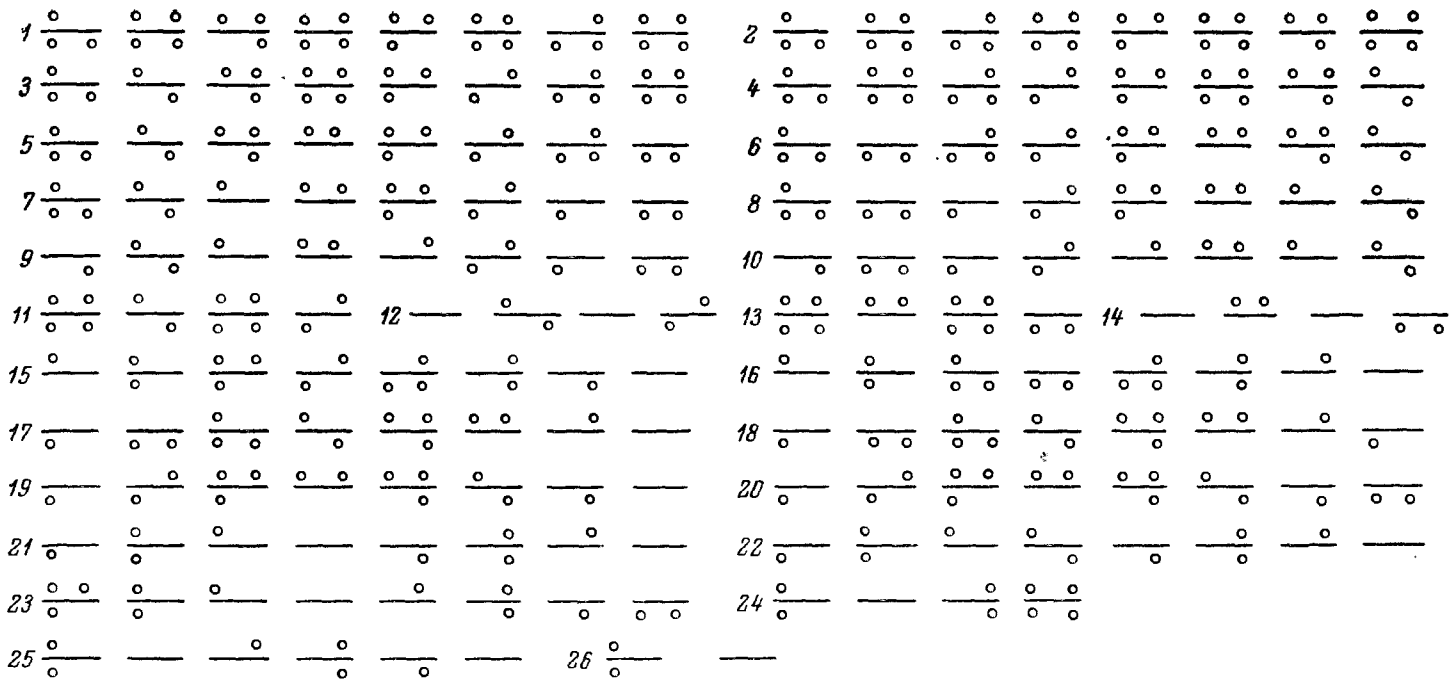


Рис. 7. Графический способ изображения аллюров Хауэллом. (По: Howell, 1944).

1 — diagonal crawl; *2* — lateral crawl; *3* — slow diagonal walk; *4* — slow lateral walk; *5* — diagonal walk; *6* — lateral walk; *7* — diagonal slow running walk; *8* — lateral slow running walk; *9* — diagonal fast running walk; *10* — lateral fast running walk; *11* — slow trot; *12* — fast trot; *13* — slow pace; *14* — fast pace; *15* — transverse four-time canter in tipical gallop sequence; *16* – lateral four-time canter in tipical gallop sequence; *17* — transverse four-time canter in atipical gallop sequence; *18* — transverse four-time canter having no period of suspension; *19* — lateral four-time canter in atipical gallop sequence; *20* — lateral four-time canter having no period of suspension; *21* — transverse fast gallop; *22* — transverse slow gallop; *23* — lateral fast gallop; *24* — bound; *25* — half bound gallop; *26* — ricochet.

изображению. Он упростил и этот способ Майбриджа, заменив нанесение девяти (девятая повторяет первую) вертикальных стрелок со связанными с ними светлыми и темными треугольниками и кружочками изображением восьми горизонтальных черточек с расположенными сверху и снизу кружочками левых и правых, соответственно, конечностей, находящихся в этот момент на земле (рис. 7). Кроме описанных выше опорных графиков, он ввел и опорные формулы, характеризующие смену числа опорных конечностей в последующих стадиях опоры одного цикла (например, для шага смена двух- и трехопорных стадий выражается следующим образом: 3—2—3—2—3—2—3—2). Хауэлл впервые отчетливо показал, что ускорение движения ведет к уменьшению числа одновременно опирающихся конечностей. Он впервые охарактеризовал понятие о симметричных и асимметричных аллюрах и описал большое их число.

Дальнейшим прогрессом в систематизации и понимании сущности симметричных аллюров мы обязаны исследованиям В. Б. Суханова (1963, 1967, 1968), который ввел два очень важных понятия — ритм локомоции и ритм работы конечностей, а также и некоторые другие усовершенствования, речь о которых будет ниже (стр. 23—24). Независимо от Суханова очень близкую схему системы симметричных аллюров предложил Хильдебранд (Hildebrand, 1963, 1966). Эта схема уже нашла применение в анализе употребляемости симметричных аллюров в разных группах млекопитающих (Hildebrand, 1967, 1968; Dagg and Vos, 1968).

Параллельно с направлением исследований, посвященных характеристикам аллюров, развивалась другая система описания движений (Гессе, 1913; Böker und Pfaff, 1931; Croix, 1932, 1934, 1936; Hatt, 1932; Böker, 1935; Krüger, 1958; Casamiquela, 1964, и мн. др.). Все эти авторы не давали графических систем записи цикла движения. Ими предлагались термины, которые, казалось бы, сами по себе должны были вносить ясность в изложение. Однако каждый автор эти термины трактовал по-своему, что не только не способствовало выяснению сути дела, а скорее еще более запутывало картину. В связи с большим сходством принципов отдельных систем названных выше исследователей я остановлюсь на характеристике двух крайних наиболее разработанных вариантов (Hatt, 1932; Böker, 1935).

Все виды наземного передвижения Бёкер предлагает подразделить на три группы: Schreiten, Laufen и Rennen. В первую группу объединяются все виды медленного наземного движения. Во вторую и третью — быстрые формы движения. Бег (Laufen) отличается от карьера (Rennen) меньшей скоростью движения. Например, передвижение рысью — бег, а галопом — карьер. Кроме того, в другой функциональной группировке Бёкер возвращается к наземному движению прыжками, выделяя в них тоже три группы: Laufspringen, Hindernisspringen и Hakenspringen, в характеристике которых переплетаются морфологические особенности строения животных с поверхностным описанием движения. Чаще всего описание движения фактически подменяется фотографией или мало что дающей схемой.

Хатт указывал на большую путаницу в терминологии описания движений и предложил свою схему терминов. Все они объединяются в две группы: saltation — spring, ricochet, hop и bipedalism — walk, runn, hop, ricochet. Бег прыжками (saltation) осуществляется двумя способами: четвероногим — (spring) и двуногим — (ricochet и hop). Двуногое передвижение может быть перемежающимся: медленным — шаг (walk), быстрым — бег (runn), или парным: медленным (hop) и быстрым (ricochet). У животных со слабыми передними конечностями после полета в воздухе передние конечности, а затем и задние приземляются в одной точке, и фактически второй стадии полета не наблюдается. При этом задняя ко-

нечность часто приземляется раньше отрыва передних, что приводит к возникновению стадии четырехногой опоры.

Spring — это четвероногое saltation, при котором задние конечности работают на отталкивание, а передние — на прием тяжести туловища. Как одну из разновидностей spring Хатт признает rotatory gallop, который имеет два варианта: галоп животных с сильными передними конечностями и галоп животных со слабыми передними конечностями.

Как схема Бекера (Böker, 1935), так и Хатта (Hatt, 1932) отличается малой четкостью описаний движений, затрудняющей определение форм движения млекопитающих. Поэтому мне кажется, что эти схемы не представляют никаких преимуществ перед классификацией аллюров, предложенной предыдущими исследователями.

СИММЕТРИЧНЫЕ АЛЛЮРЫ

Симметричные аллюры характеризуются, во-первых, последовательностью движения каждой конечности, определяемой тем, что за движением передней обязательно следует движение какой-либо из задних конечностей, затем уже перемещаются следующая передняя и следующая задняя конечности; во-вторых, для большинства симметричных аллюров (исключение составляют кантеры) характерна симметрия двух половин цикла, т. е. правая сторона их графического изображения есть зеркальное подобие левой стороны (рис. 8). На движении животного это выглядит так, что перемещение конечностей в первой половине цикла повторяется симметрично расположенными конечностями во второй половине цикла.

Наиболее полно разработанная схема симметричных аллюров предложена В. Б. Сухановым (1963, 1967, 1968). Сохранив лучшие стороны графической системы записи аллюров, Суханов (1966, 1968) дополняет опорные схемы Майбриджа—Хауэлла системой заштрихованных линеек Марея. Эти четыре линейки расположены по две по бокам опорных схем. Наружные линейки соответствуют задним конечностям, а внутренние — передним. Заштрихованная часть линейки обозначает фазу опоры конечности, а незаштрихованная — фазу свободного ее переноса. При переходе одного аллюра в другой длительность некоторых опорных стадий сокращается или удлиняется до тех пор, пока они полностью не выпадают из цикла, что свидетельствует о переходе на другой аллюр.

В. Б. Суханов (1966, 1968) различает следующие симметричные диагональные аллюры: очень медленный шаг, нормальный шаг, быстрый шаг, очень быстрый шаг, медленный рысеобразный шаг, медленную рысь, быстрый рысеобразный шаг, быструю рысь, медленный иноходеобразный шаг, медленную иноходь, быстрый иноходеобразный шаг, быструю иноходь, медленный кантер, быстрый кантер. При всех этих аллюрах время опоры передних и задних конечностей равное, если же оно не равно, то возникают экстерьерные их видоизменения. Если опора на задние конечности в цикле оказывается более продолжительной, чем опора на передние, то возникают симметричные аллюры с преобладанием задних конечностей; если же, наоборот, более продолжительна опора на передние конечности, то возникают симметричные аллюры с преобладанием передних конечностей. Кроме того, крайне редко имеют место симметричные латеральные аллюры. Теоретически можно представить все перечисленные диагональные аллюры в латеральной последовательности, однако на самом деле при симметричных аллюрах латеральная последовательность движения встречается чрезвычайно редко.

Достижением В. Б. Суханова было также то, что он показал взаимную связь между всеми симметричными аллюрами, установив новые понятия о ритме работы конечностей и ритме локомоции. Ритм работы конечностей

определяется отношением опорного периода к периоду свободного перемещения каждой конечности, т. е. в графической форме отношением заштрихованной к незаштрихованной части линейки, соответствующей той или иной конечности. Ритм локомоции характеризует временные соотношения в совместной работе всех четырех конечностей. Он определяется по соотношению интервалов времени между моментами приземления последовательных конечностей. Однако наличие экстерьерных ал-

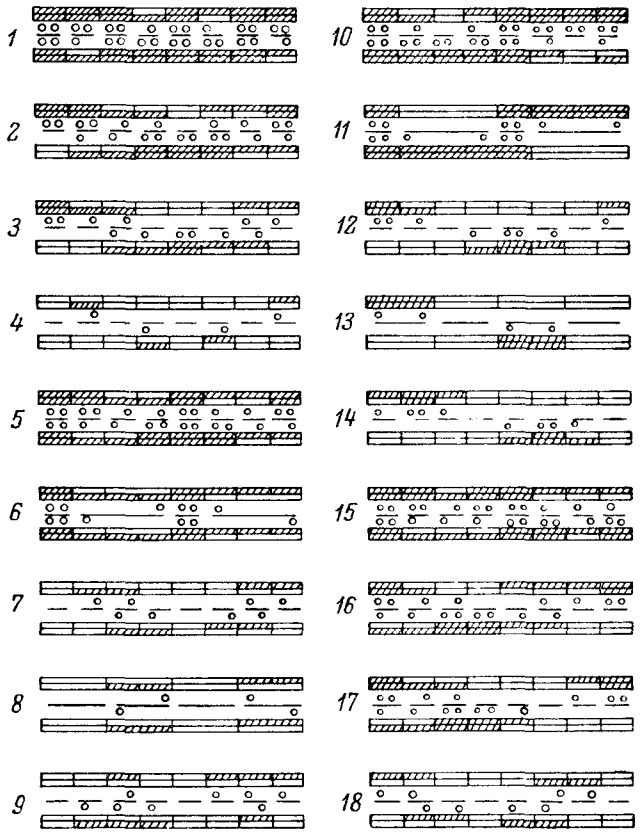


Рис. 8. Графические изображения симметричных аллюров.

1 — очень медленный диагональный шаг; *2* — нормальный шаг; *3* — быстрый шаг; *4* — очень быстрый шаг; *5* — медленный рысеобразный шаг; *6* — медленная рысь; *7* — быстрый рысеобразный шаг; *8* — быстрая рысь; *9* — быстрая рысь с преобладанием задних конечностей; *10* — медленный иноходеобразный шаг; *11* — медленная иноходь; *12* — быстрый иноходеобразный шаг; *13* — быстрая иноходь; *14* — быстрая иноходь с преобладанием задних конечностей; *15* — медленная рысь с преобладанием задних конечностей; *16* — медленный кантер; *17* — быстрый кантер; *18* — латеральный быстрый рысеобразный шаг (во всех графиках движение слева направо).

люров с преобладанием передних или задних конечностей делает более удобным графическое определение ритма симметричной локомоции по отношению двух отрезков на графике цикла. Первый равен расстоянию между центрами опоры (или свободного перемещения) конечностей одной стороны. Второй — расстоянию от конца первого до середины свободного переноса (или опоры) конечности другой стороны (рис. 8 и 9).

Исходным симметричным аллюром В. Б. Суханов (1967) считает очень медленный диагональный шаг (рис. 8, *1*; рис. 9, *1*), идентичный crawl Хауэлла (Howell, 1944), для которого характерны смены только четырехопорных и трехопорных стадий, т. е. опорная формула которого: 4—3—4—3—4—3—4—3. При норме [4] этого аллюра ритм работы конечностей

[4] Условной нормой аллюра именуется такой аллюр, в котором все опорные стадии цикла равны между собой, что позволяет при вычислении ритмов работы конечностей и локомоции оперировать отношением простого числа стадий, а не отношением величин, выраженных в абсолютных единицах (например, в сек.).

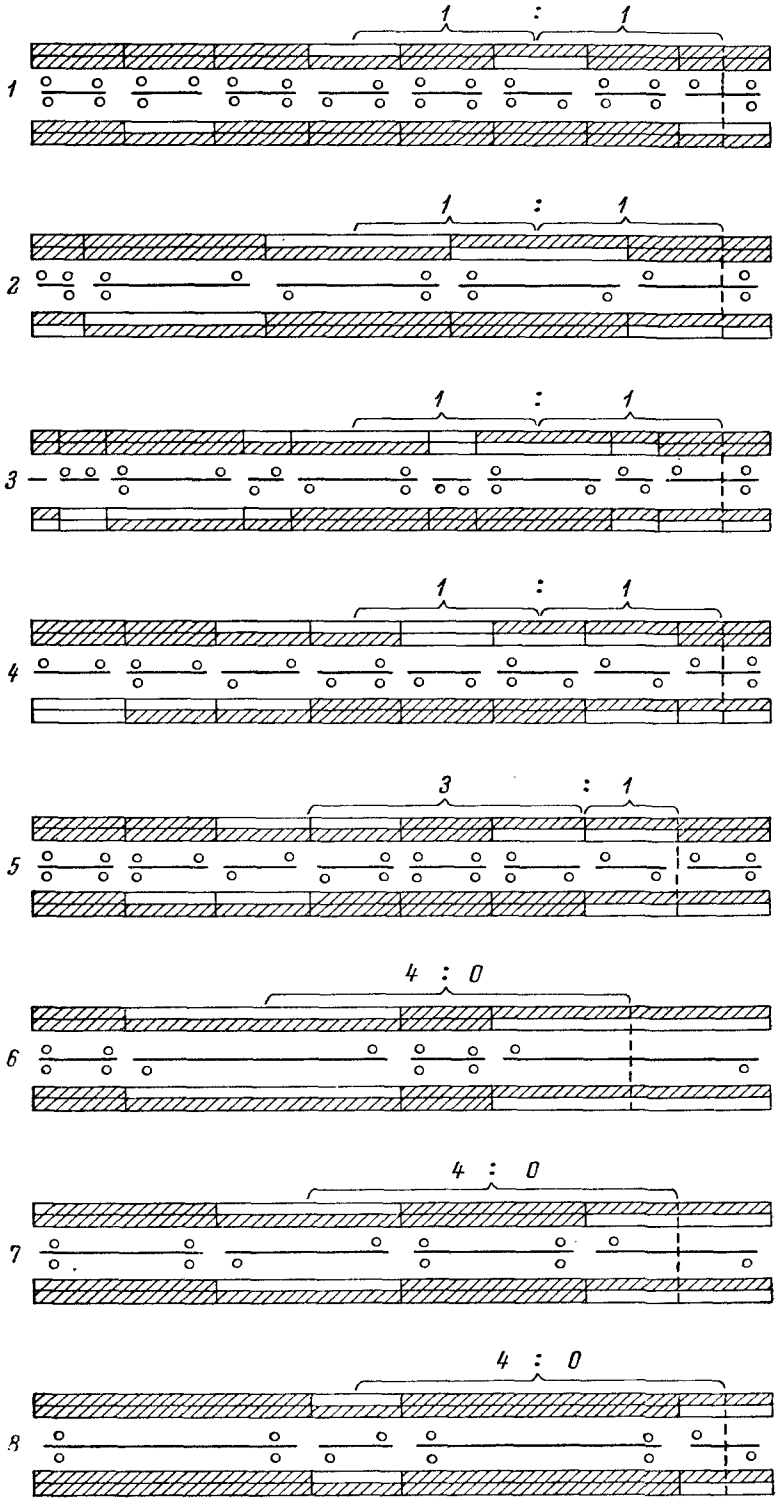


Рис. 9. Схема изменения симметричных аллюров в зависимости от увеличения скорости движения (*1—4*) или изменения ритма локомоции (*5—9*).

1 — очень медленный диагональный шаг; *2* — переходный от очень медленного диагонального шага к нормальному шагу; *3* — начальные стадии нормального шага; *4* — норма нормального шага; *5* — медленный рысеобразный шаг; *6—8* — медленная рысь: *6* — с ритмом работы конечностей 1.66 : 1, *7* — с ритмом работы конечностей 3 : 1, *8* — с ритмом работы конечностей 7 : 1. *Цифры сверху* — ритмы локомоции (во всех графиках движение слева направо).

равен 7 : 1, ритм локомоции — 1 : 1. Фактически от этого аллюра можно вывести как все аллюры, связанные с простым ускорением движения, так и все их видоизменения в сторону рысей и иноходей.

Ускорение движения в первую очередь отражается на соотношении времени опоры и свободного переноса конечностей: чем короче время опоры по отношению ко времени свободного перемещения, тем быстрее движение. При увеличении времени переноса за счет времени опоры, когда конечность раньше отрывается и позже приземляется, что графически выражается в увеличении незаштрихованных частей линеек назад и вперед, меняется и ритм работы конечностей. Когда ритм работы конечностей становится равным 3 : 1, исчезают четырехопорные стадии (рис. 9, *2*).

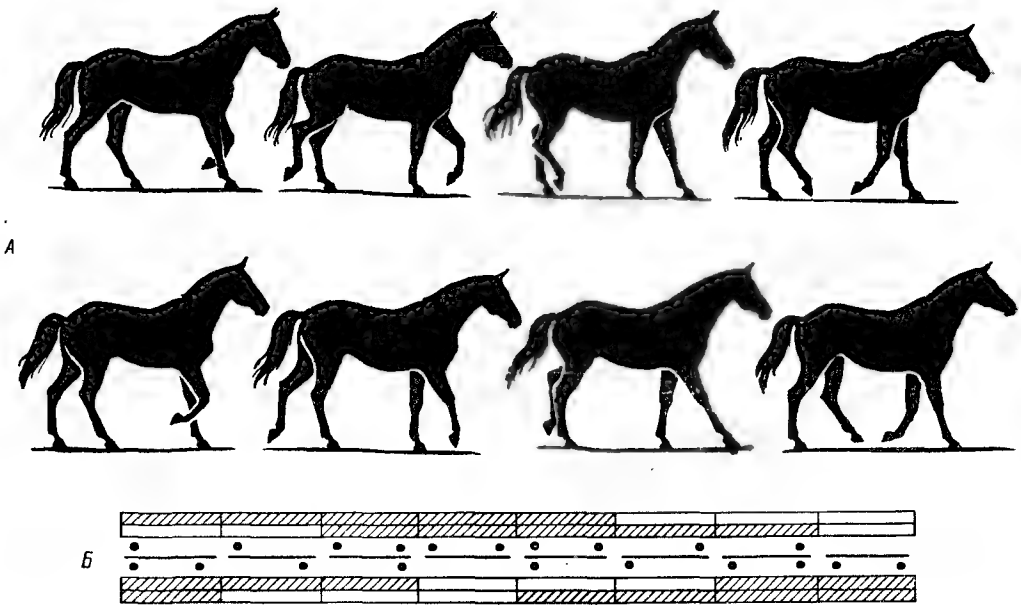


Рис. 10. Нормальный шаг лошади (*А*) и его опорный график (*Б*).

Дальнейшее ускорение движения приводит к возникновению нормального шага (рис. 8, *2*; рис. 9, *3*, *4*; рис. 10) (walk — Howell, 1944), норма которого (рис. 9, *4*) возникает при ритме работы конечностей, равном 1.66 : 1. При этом аллюре уже происходит смена двух- и трехопорных стадий по формуле 2—3—2—3—2—3—2—3. Ускорение этого аллюра приводит при ритме работы конечностей, равном 1 : 1, к исчезновению трехопорных стадий в цикле, а затем к переходу к быстрому шагу (amble — Muybridge, 1887; fast running walk — Howell, 1944), с ритмом работы конечностей, равным 0.66 : 1 (рис. 8, *3*; рис. 11). Опорная формула этого аллюра: 2—1—2—1—2—1—2—1. Дальнейшее ускорение его могло бы привести к возникновению очень быстрого шага — гипотетического аллюра, не зарегистрированного в природе, в котором должно было бы происходить чередование опорных стадий на одну ногу с полетом в воздухе (рис. 8, *4*).

Все рассмотренные выше изменения аллюров происходят при сохранении одного и того же ритма локомоции, равного 1 : 1. Однако ускорение движения может происходить с одновременным изменением ритма локомоции. Графически такое ускорение с изменением ритма локомоции будет выражаться в увеличении незаштрихованных частей линеек задних конечностей в одну сторону, передних в другую. Так, если задние конеч-

ности начинают отрываться раньше, а передние приземляться позже, что графически выражается в увеличении незаштрихованных частей линеек задних конечностей назад, а передних вперед, то уже при ритме работы конечностей, равном 3 : 1, возникает норма медленного рысеобразного шага (рис. 12). Если же, наоборот, задние конечности приземляются позже, а передние отрываются раньше, что графически выражается в увеличении незаштрихованных частей линеек передних конечностей назад, а задних вперед, то при ритме работы конечностей 3 : 1 возникает медленный иноходеобразный шаг (рис. 13). В обоих этих аллюрах при одинаковом ритме работы конечностей (3 : 1) и внешне почти сходной опорной формуле (4—3—2—3—4—3—2—3 и 2—3—4—3—2—3—4—3)[5] ритм локо-

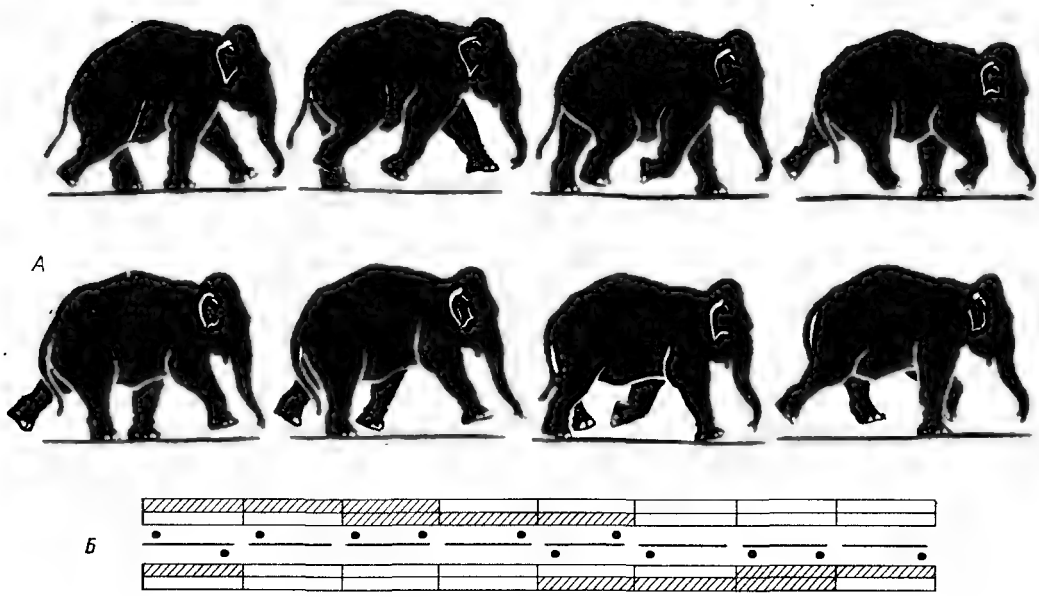


Рис. 11. Быстрый шаг слона (*А*) и его опорный график (*Б*).

моции и характер двухопорных стадий меняются в разных направлениях. При медленном рысеобразном шаге ритм локомоции становится равным 3 : 1, а двухопорная стадия — диагональная. При медленном же иноходеобразном шаге ритм локомоции равен 1 : 3, а двухопорная стадия — латеральная. Дальнейшее ускорение движения с изменением ритма локомоции в тех же направлениях приводит к возникновению медленной рыси (рис. 14) и медленной иноходи при ритме работы конечностей, равном 1.66 : 1. Иными словами, фактически медленная рысь и медленная иноходь по скорости движения примерно равны нормальному шагу.

Аналогичное изменение ритма локомоции с ускорением быстрого шага приводит к возникновению быстрого иноходеобразного и быстрого рысеобразного шага, а затем быстрой иноходи (рис. 15) и быстрой рыси (рис. 16). Как и в случае изменения очень медленного шага на медленный рысеобразный и иноходеобразный шаг, изменение быстрого шага на быстрый рысеобразный и иноходеобразный шаг можно представить без всякого ускорения движения. Однако обычно при изменении ритма локомоции медленного шага происходит и одновременное ускорение движения, при изменении же ритма локомоции быстрого шага скорость движения нередко остается неизменной.

[5] Легко показать, что двухопорные стадии медленного иноходеобразного шага замещают именно стадии четырехногой опоры медленного рысеобразного шага.

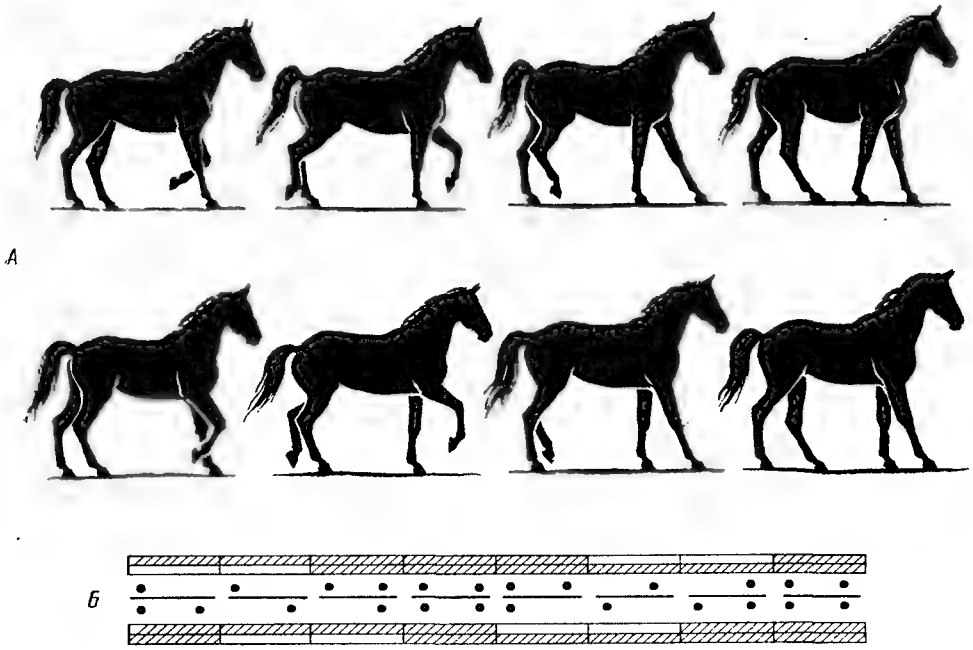


Рис. 12. Медленный рысеобразный шаг лошади (*А*) и его опорный график (*Б*).

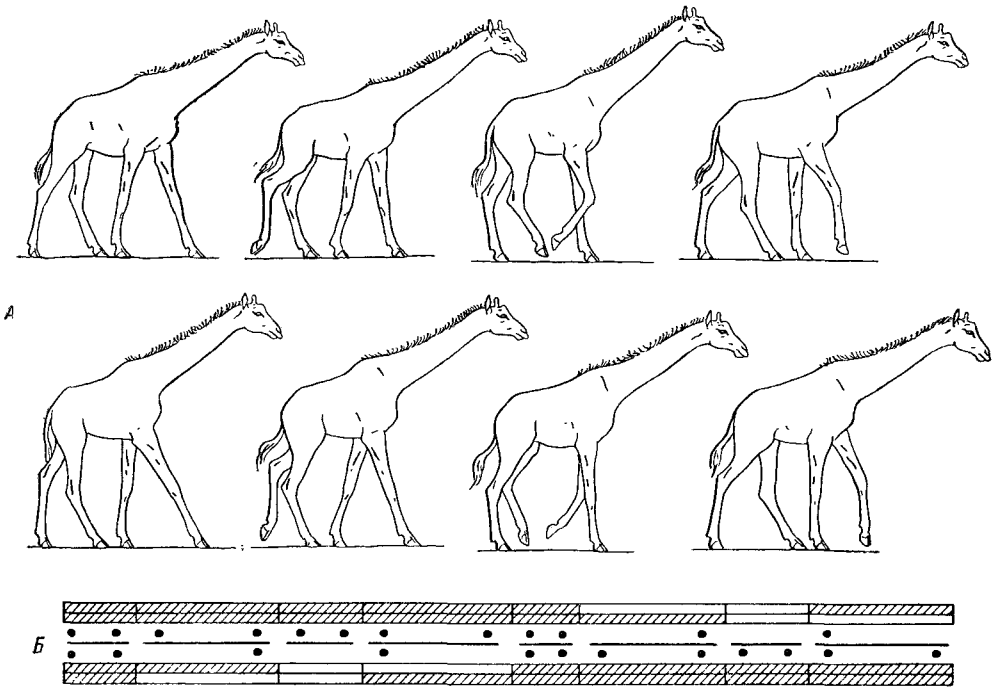


Рис. 13. Медленный иноходеобразный шаг жирафы (*А*) и его опорный график (*Б*).

Особым видом симметричных аллюров можно считать экстерьерные аллюры, сущность которых заключается в неравномерной работе передних и задних конечностей. Если стадии опоры задних конечностей более продолжительны, чем стадии опоры передних конечностей, то возникают ал-

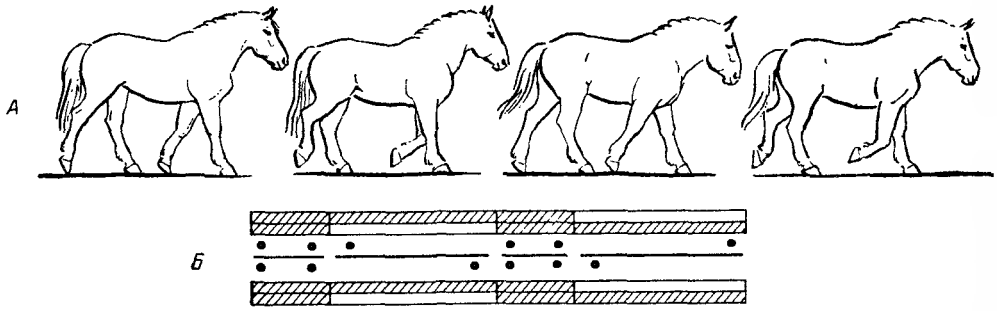


Рис. 14. Медленная рысь лошади (*А*) и ее опорный график (*Б*).

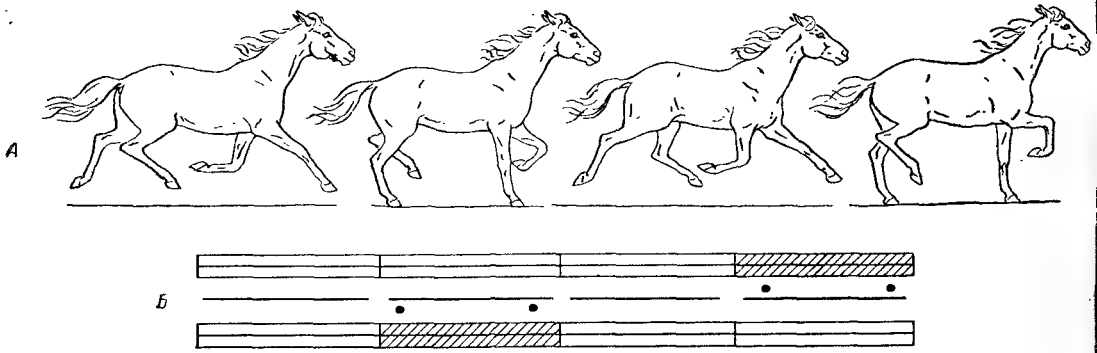


Рис. 15. Быстрая иноходь лошади (*А*) и ее опорный график (*Б*).

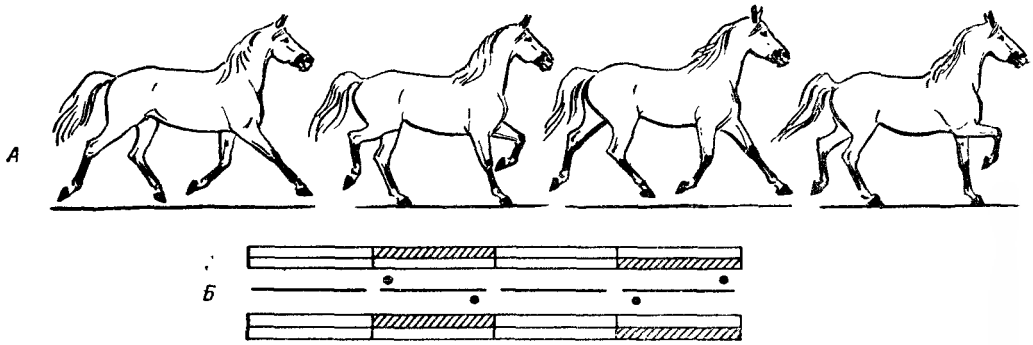


Рис. 16. Быстрая рысь лошади (*А*) и ее опорный график (*Б*).

люры с преобладанием задних конечностей (рис. 8, *9*, *14*, *15*; рис. 17, 18). Аналогично могут встречаться экстерьерные аллюры с преобладанием передних конечностей (рис. 19).

В. Б. Суханов (1967) в противоположность Хауэллу (Howell, 1944) относит кантер также к симметричным аллюрам, справедливо указывая, что медленные кантеры являются как бы соединением двух аллюров, левая часть формулы и опорной схемы которых соответствует нормаль-

ному шагу, а правая — быстрому шагу (рис. 8, *16*; рис. 20). Такое смещение аллюров в цикле приводит к асимметричности двух сторон цикла. Неудачной следует считать и попытку Хауэлла в понятие кантера свести два аллюра с типичной и атипичной для галопа последовательностью перемещения конечностей. Только опорная формула (3—2—3—2—1—0—1—2) общая у этих двух аллюров.

Нужно отметить, что крайне редко в природе встречаются симметричные аллюры с латеральной симметричной последовательностью движения конечностей. Известен латеральный рысеобразный шаг [6] для приматов

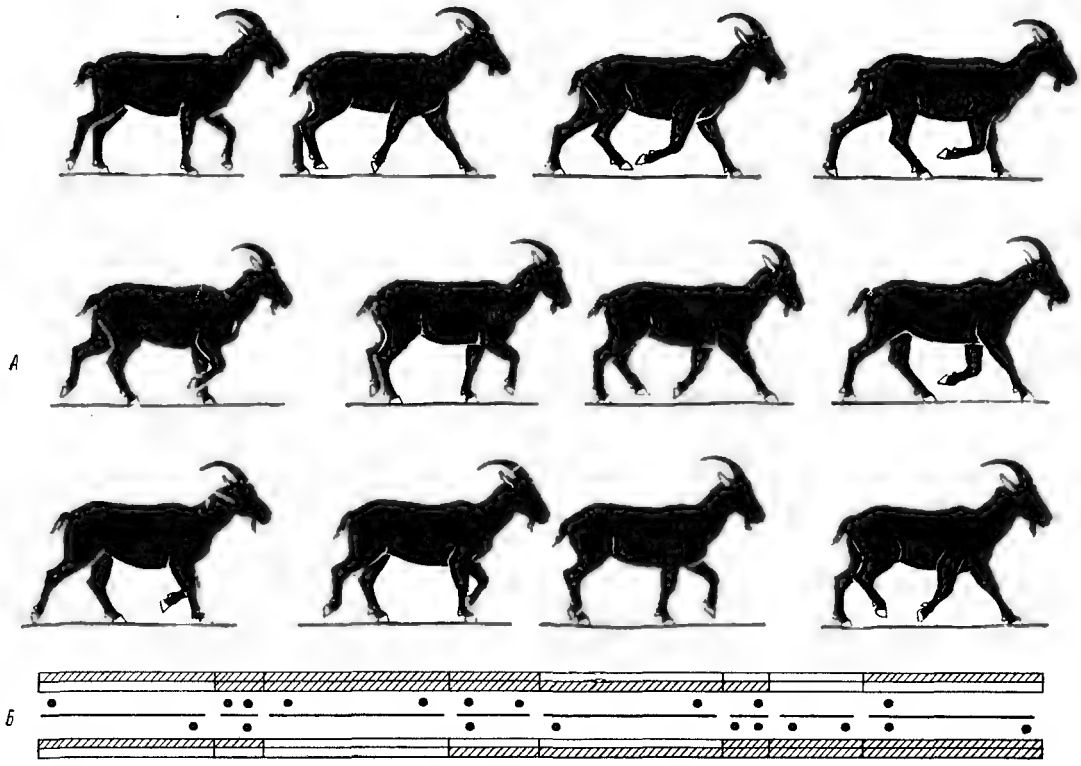


Рис. 17. Нормальный шаг козы с преобладанием задних конечностей (*А*) и его опорный график (*Б*). (По: Muybridge, 1887).

(рис. 8, *18*; рис. 21). В свое время Грей (Gray, 1944) подробно исследовал устойчивость тела животного при разной последовательности работы конечностей. Он доказал, что при латеральной симметричной последовательности движения конечностей все трехопорные стадии оказываются неустойчивыми; по-видимому, поэтому латеральная последовательность движения конечностей при симметричных аллюрах в природе почти никогда не встречается.

Закономерности соотношений ритмов работы конечностей и ритмов локомоции отображаются графиком симметричных аллюров (Суханов, 1968). Оказывается, каждый диагональный симметричный аллюр может быть графически изображен точкой в системе координат, по одной оси которой (горизонтальной) отложены значения ритмов локомоции (на рис. 22 показаны ритм иноходи 0, ритм полуиноходи 1 : 3, шага 1 : 1,

[6] Ритм локомоции в этом случае вычисляется от передней к задней конечности одной стороны, а от последней — к передней диагональной.

полурыси 3 : 1 и рыси ∞), а на второй — значение ритмов работы конечностей от 7 : 1 до 1 : 7. При этом площадь треугольников, показанных на графике, характеризует возможные отклонения от нормы данного аллюра. По линиям, разделяющим треугольники, число стадий в цикле сокращается за счет выпадения некоторых из них, что происходит при движении переходного характера между двумя какими-либо аллюрами. Геометрический центр каждого треугольника характеризует условную

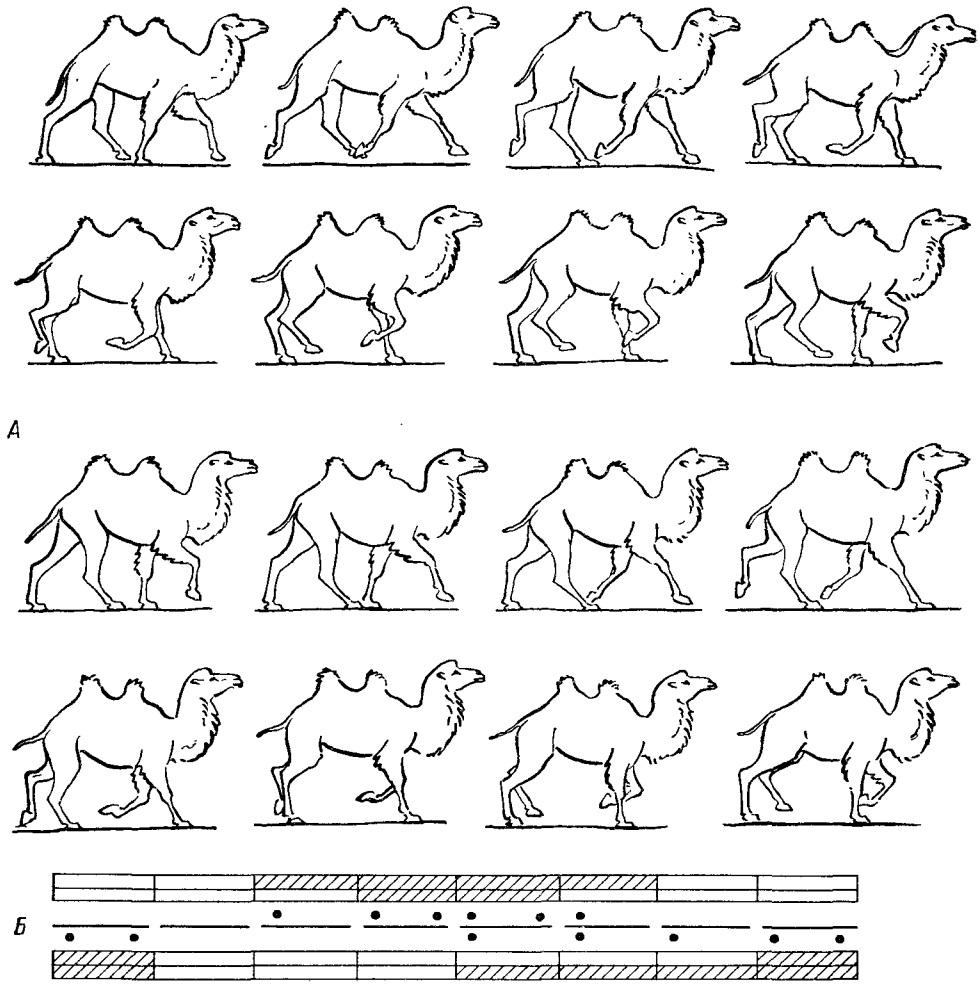


Рис. 18. Быстрая иноходь верблюда с преобладанием задних конечностей (*А*) и ее опорный график (*Б*). (По: Muybridge, 1887).

норму походки. Разберем один случай рапидной киносъемки жирафы. Полный цикл движения жирафы занял 120 кадров (съемка продолжалась около двух секунд при скорости 64 кадр./сек., аппарат 16-СП). Первые восемь кадров жирафа стоит на четырех конечностях, затем правая задняя конечность отрывается (рис. 13, кадр второй) и на протяжении 21 кадра жирафа стоит на трех ногах, после чего отрывается и правая передняя конечность (рис. 13, кадр третий), и на 10 кадрах жирафа стоит на двух левых конечностях. Затем приземляется правая задняя конечность и опять на 21 кадре у жирафы трехопорная стадия, потом на землю наступает и правая передняя конечность с тем, чтобы на восьми кадрах повторялась

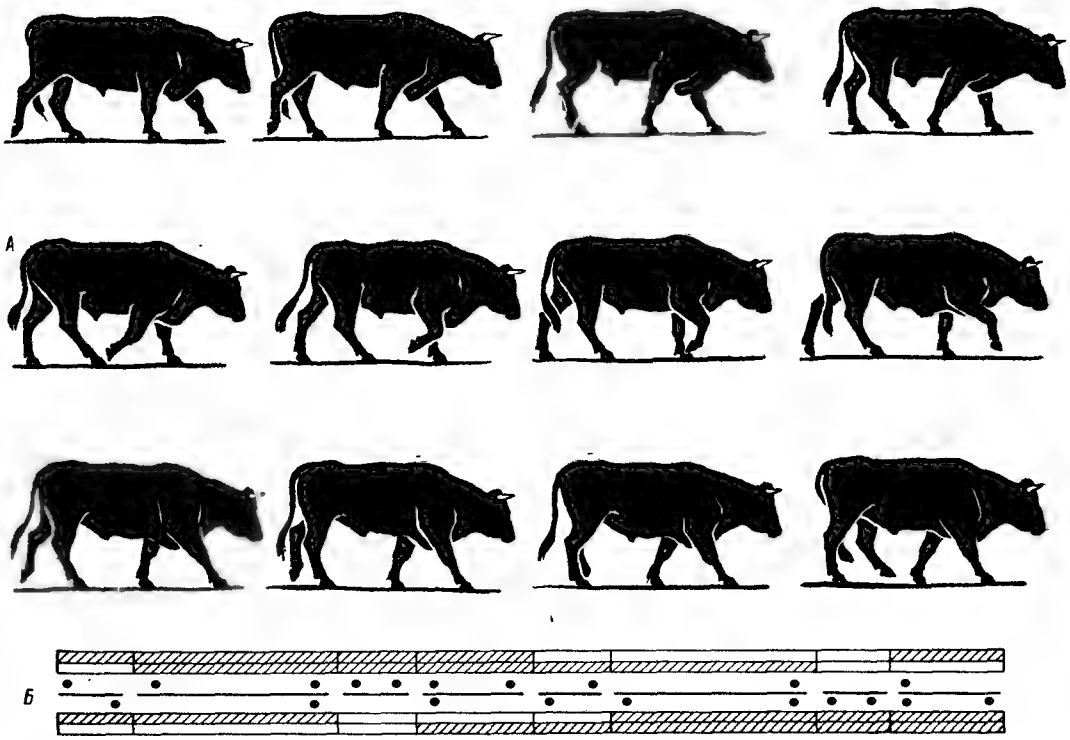


Рис. 19. Нормальный шаг вола с преобладанием передних конечностей (*А*) и его опорный график (*Б*). (По: Muybridge, 1887).

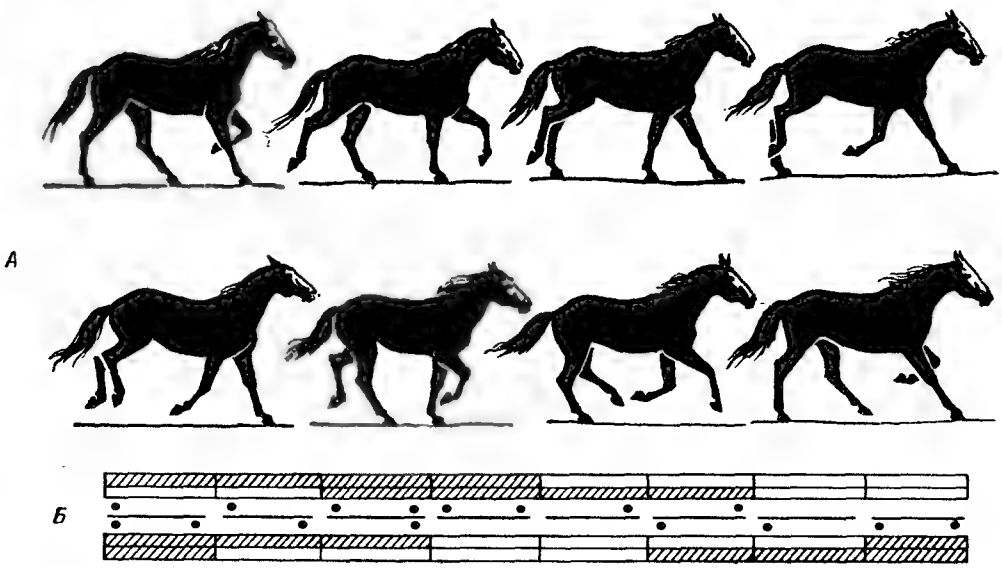


Рис. 20. Медленный кантер лошади (*А*) и его опорный график (*Б*).

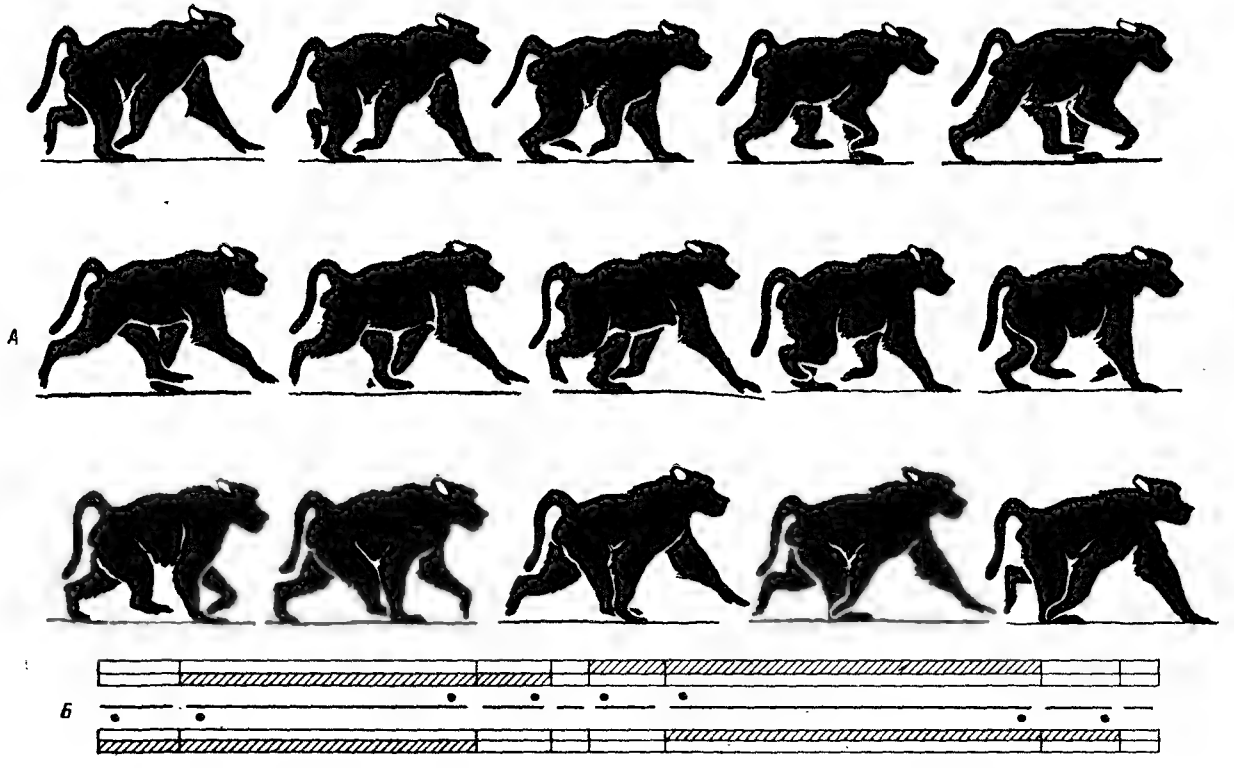


Рис. 21. Латеральный быстрый рысеобразный шаг бабуина (*А*) и его опорный график (*Б*). (По: Muybridge, 1887).
Последняя стадия на графике опоры — вероятна.

четырехопорная стадия, затем все повторяется с левой стороны (рис. 13). Таким образом, отдельные стадии опоры в цикле движения укладываются в следующем порядке: 8 — 21 — 10 — 21 — 8 — 21 — 10 — 21. Взяв за основу масштаба количество кадров на каждую стадию опоры, вычерчиваем линейки опоры каждой конечности (рис. 13, *Б*), затем высчитываем ритм работы каждой конечности, равный в этом случае 2.81 : 1, а также по приведенному выше способу — и ритм локомоции, который оказывается равным 1 : 1.8. Пересечение ритма конечности и ритма локомоции на графике симметричных аллюров (рис. 22) приходится на площадь медленного иноходеобразного шага, т. е. того самого аллюра, который использовала жирафа в своем движении, причем это движение несколько отклоняется от нормы походки в сторону шага.

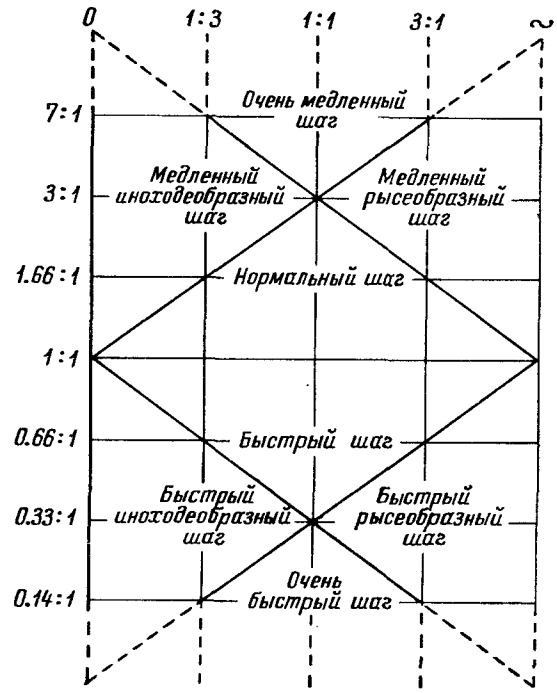


Рис. 22. Схема зависимости изменений симметричных аллюров от ритма работы конечностей и ритма локомоции. (По: Суханов, 1968).

Цифры сверху — ритмы локомоции, *цифры сбоку* — ритмы работы конечностей. Остальные объяснения в тексте.

АСИММЕТРИЧНЫЕ АЛЛЮРЫ

Асимметричные аллюры отличаются от симметричных последовательностью движения конечностей, при которой перемещаются сперва две передние, затем две задние конечности. В результате все асимметричные аллюры характеризует отсутствие симметрии частей цикла — движение конечностей в первой половине цикла никогда не повторяется симметрично расположенными конечностями во второй половине цикла.

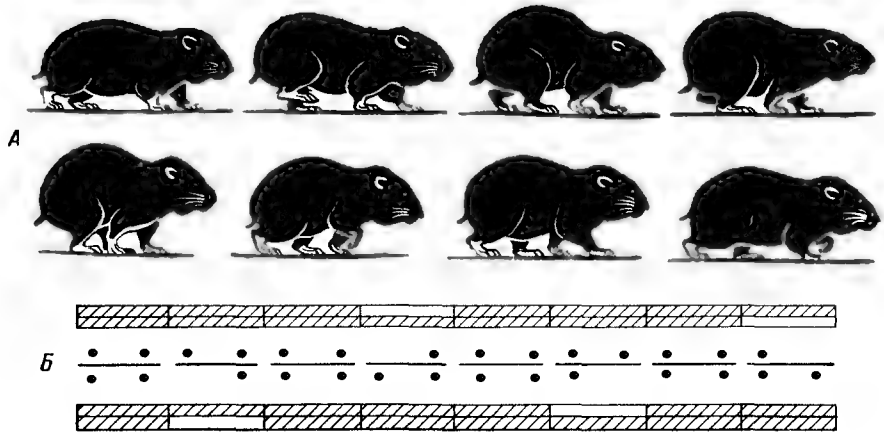


Рис. 23. Очень медленный асимметричный шаг хомяка (*Mesocricetus brandti*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

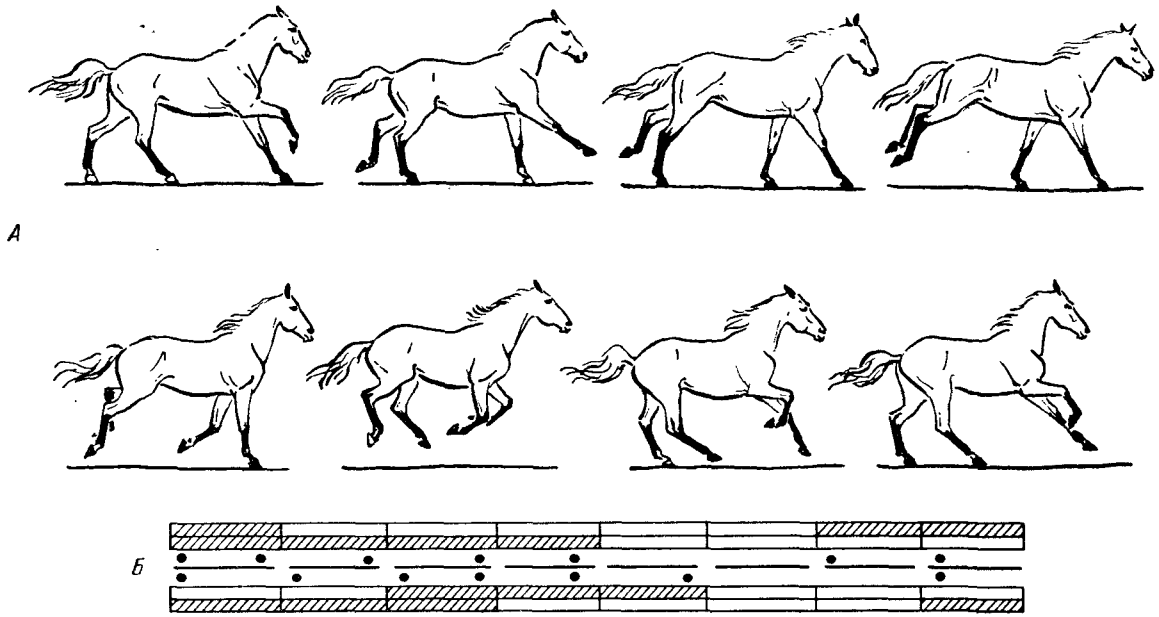


Рис. 24. Замедленный диагональный галоп лошади (*А*) и его опорный график (*Б*).

Асимметричная последовательность движения конечностей наблюдается иногда и при очень медленном шаге (рис. 23). Казалось бы, по аналогии с симметричными аллюрами следовало бы разобрать все переходы от очень медленного шага к быстрым видам асимметричного движения. Однако многочисленные наблюдения в природе, анализы киносъемок и литературы показывают, что почти всегда млекопитающие при замедле-

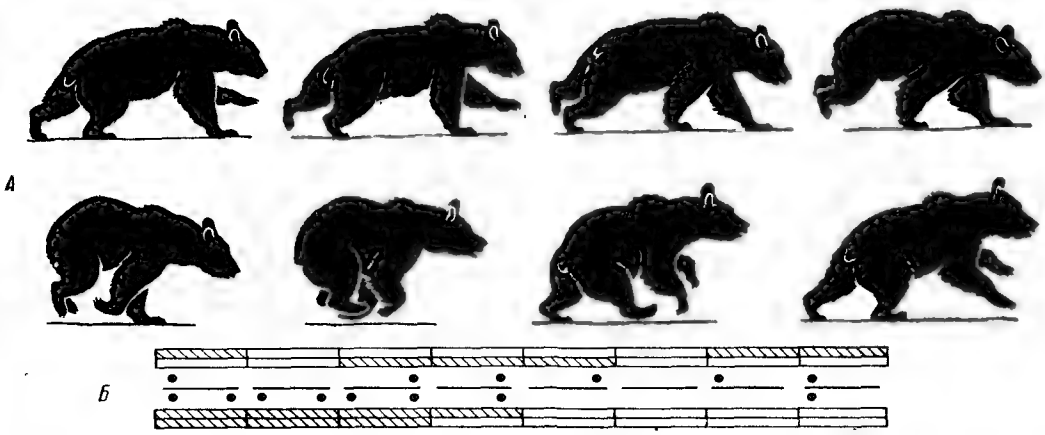


Рис. 25. Замедленный латеральный галоп медведя (*Ursus arctos*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

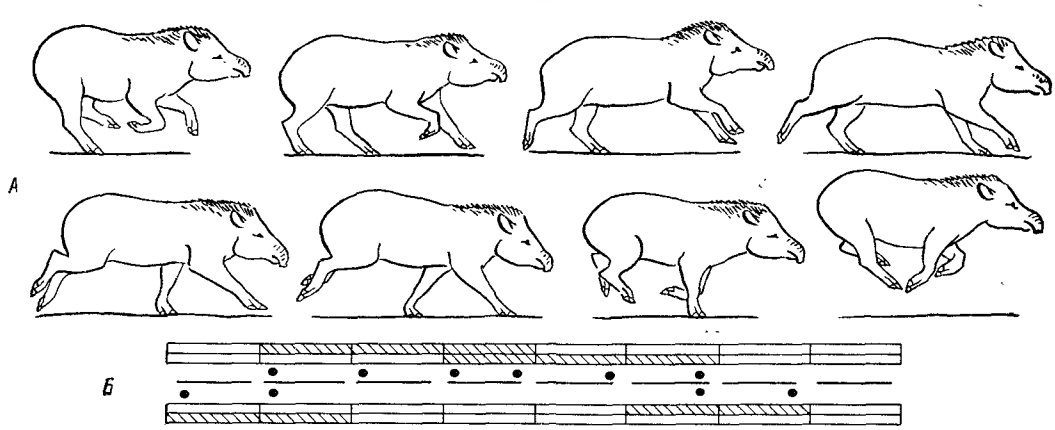


Рис. 26. Тяжелый латеральный галоп тапира (*Tapirus americanus*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

нии движения переходят на симметричные аллюры, разбирать же исключительные случаи мне не представляется целесообразным. Кроме того, для ясности изложения удобнее начинать описание с более быстрых типичных четвероногих асимметричных аллюров: примитивного рикошетирующего прыжка (Гамбарян, 1955, 1960) и галопа. Отличаются эти два аллюра как порядком смен стадий опоры, так и типом перемещения конечностей в стадии полета, наступающей после отталкивания задними конечностями. При некоторых замедленных формах примитивного рикошетирующего прыжка и галопа такая стадия отсутствует, что́ несколько затрудняет дифференциацию этих форм аллюров. Смена отдельных форм асимметричных аллюров, как и симметричных, зависит от скорости движения, причем

во время галопа с ускорением движения в последующих стадиях цикла наблюдается уменьшение числа единовременно опирающихся конечностей. При рикошетирующем же прыжке вначале количество опирающихся конечностей тоже сокращается, а затем их число вновь увеличивается.

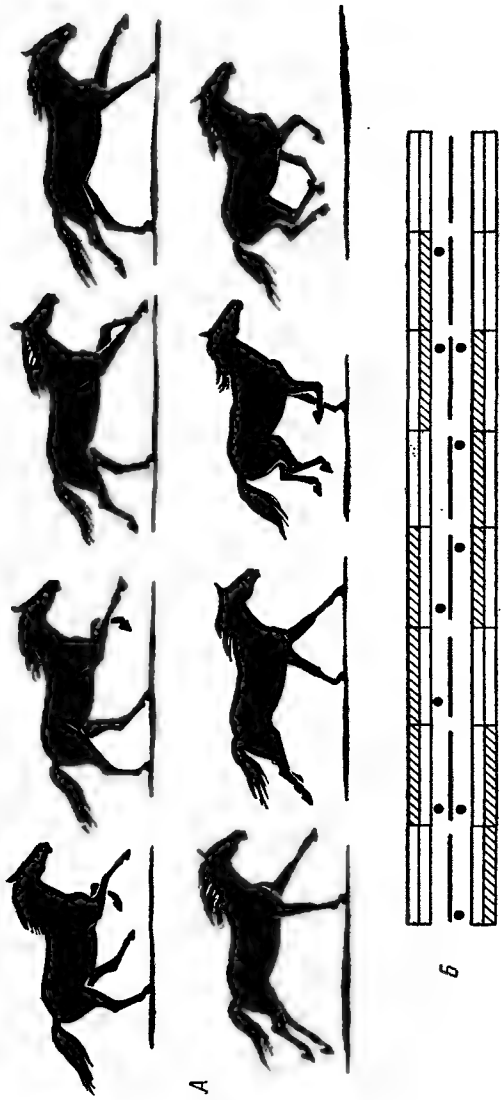


Рис. 27. Тяжелый диагональный галоп лошади (*А*) и его опорный график (*Б*).

Все формы галопа можно разделить на перемежающиеся, когда приземление и отрыв каждой из передних и задних конечностей происходят независимо друг от друга, и парные, когда задние конечности, а иногда и передние, работают в унисон.

Известно пять форм перемежающегося галопа, зависящих от скорости движения.[7] Наиболее медленная форма галопа — замедленный галоп (рис. 24, 25) (кантер с типичной для галопа последовательностью движения конечностей (Howell, 1944)) в коневодстве нередко именуется манежным галопом. Его опорная формула — 1—2—3—2—3—2—1—0. После стадии полета приземление совершается последовательно на одну, две и три конечности. При порядке — задняя, задняя, передняя противоположной стороны — галоп называется диагональным (рис. 24), а при порядке — задняя, задняя, передняя той же стороны — латеральным (рис. 25). Заканчивается эта трехопорная стадия отрывом первой задней конечности, затем приземляется вторая передняя конечность. После второй трехопорной стадии одна за другой отталкиваются задняя, а затем и передние конечности, после чего наступает стадия полета. Этот момент именуется стадией перекрещенного полета, так как животное летит с сильно сближенными или даже перекрещенными конечностями. При ускорении движения до приземления передней конечности успевает оторваться первая задняя и до приземления второй передней — вторая задняя, что приводит к исчезновению трехопорных стадий. Такой галоп называется тяжелым (рис. 26, 27) и имеет опорную формулу 1—2—1—2—1—2—1—0.

[7] Каждая из них может иметь латеральную и диагональную последовательность движения конечностей. И обе они в свою очередь — прямую и обратную. Последние отличаются друг от друга начинающей цикл (ведущей) конечностью. Обычно через пять, шесть циклов ведущая конечность меняется, и поэтому об обратных асимметричных последовательностях речи дальше не будет.

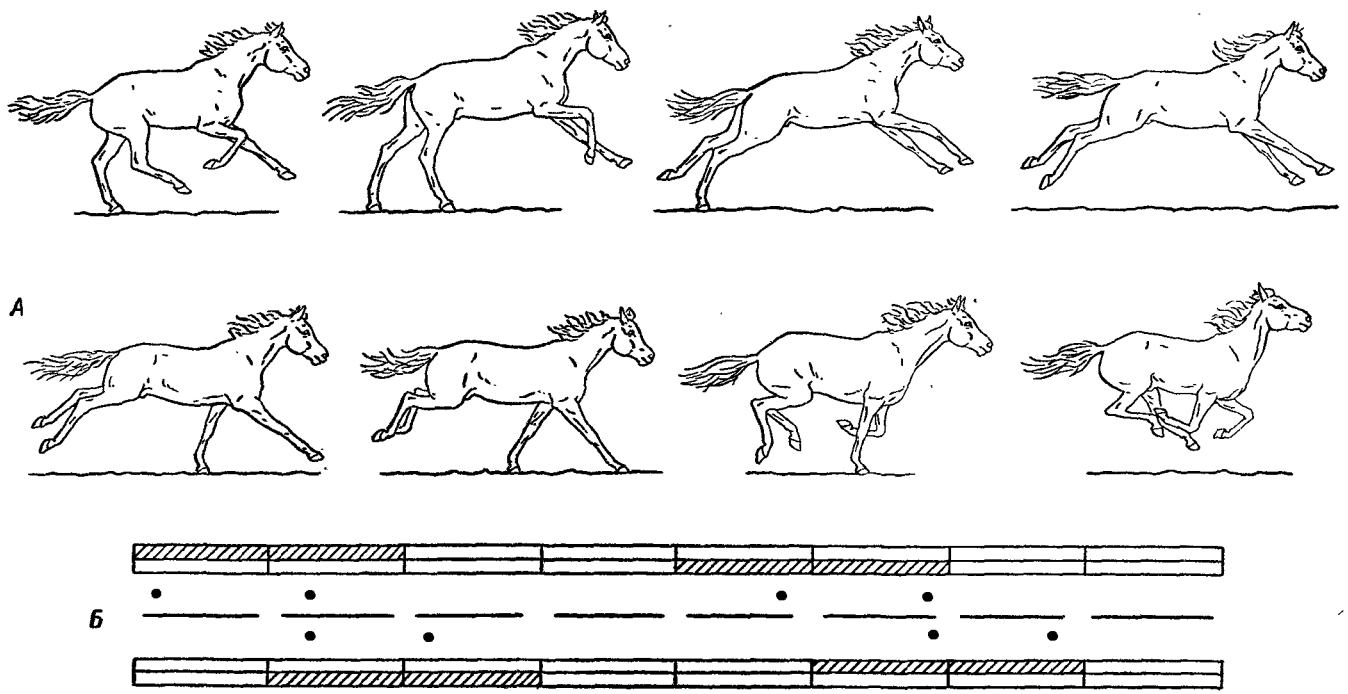


Рис. 28. Легкий диагональный галоп лошади (*А*) и его опорный график (*Б*).

Установлено, что для лошадей скорость движения при замедленном (манежном) галопе существенно меньше рекордных скоростей при рыси и иноходи. Рекорды скоростей на дистанцию более 1 км установлены лошадьми при беге тяжелым галопом.

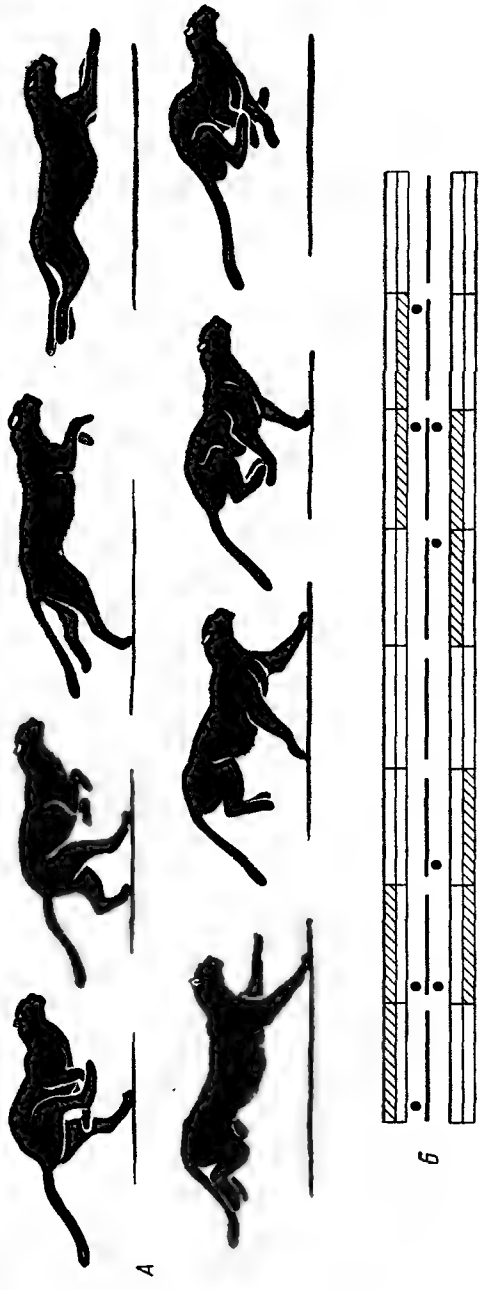


Рис. 29. Легкий латеральный галоп гепарда (*Acinonyx jubatus*) (А) и его опорный график. (По: Hildebrandt, 1959).

При дальнейшем ускорении галопа возникает легкий галоп с формулой 1—2—1—0—1—2—1—0. Здесь передняя конечность приземляется уже после отрыва задней (рис. 28), в связи с чем в цикле появляется вторая стадия полета. Именуется она стадией растянутого полета, так как у животного передние конечности в это время вытягиваются вперед, а задние — назад. Такой галоп в коневодстве нередко называют карьером. Спринтерские рекорды лошадей установлены при движении карьером. Если для лошадей легкий галоп свидетельствует о крайней степени напряжения, так как возникает только при очень скором беге на короткие расстояния, то у мелких копытных и большинства хищников это обычный скоростной аллюр (рис. 29). При дальнейшем ускорении движения возникает полустремительный и стремительный галоп. При полустремительном галопе с опорной формулой 1—2—1—0—1—0—1—0 вторая передняя конечность приземляется после отрыва первой передней, и поэтому наступает третья стадия полета. При стремительном галопе после толчка каждой конечности наступает стадия полета. Опорная формула приобретает следующий вид: 1—0—1—0—1—0—1—0. По опорной формуле этот галоп идентичен очень быстрому шагу — гипотетическому симметричному аллюру.

Стремительный галоп был зарегистрирован лишь один раз — по следам на пухлых солончаках Бадхызского государственного заповедника. Очень четкие следы группы архаров позволили определить отпечатки каждого копыта. Несколько в стороне от группы бежал архаренок, рас-

стояние между следами которого постепенно увеличивалось, и несколько циклов он пробежал прыжками в 230 см после толчка каждой конечностью. Такие прыжки свидетельствуют о несомненном наличии стадии полета после отталкивания каждой конечностью.

Следующей формой является полупарный галоп (рис. 30) (half bound — Howell, 1944) с опорной формулой 2—0—1—2—1—0, в котором после одновременного отталкивания задними конечностями на-

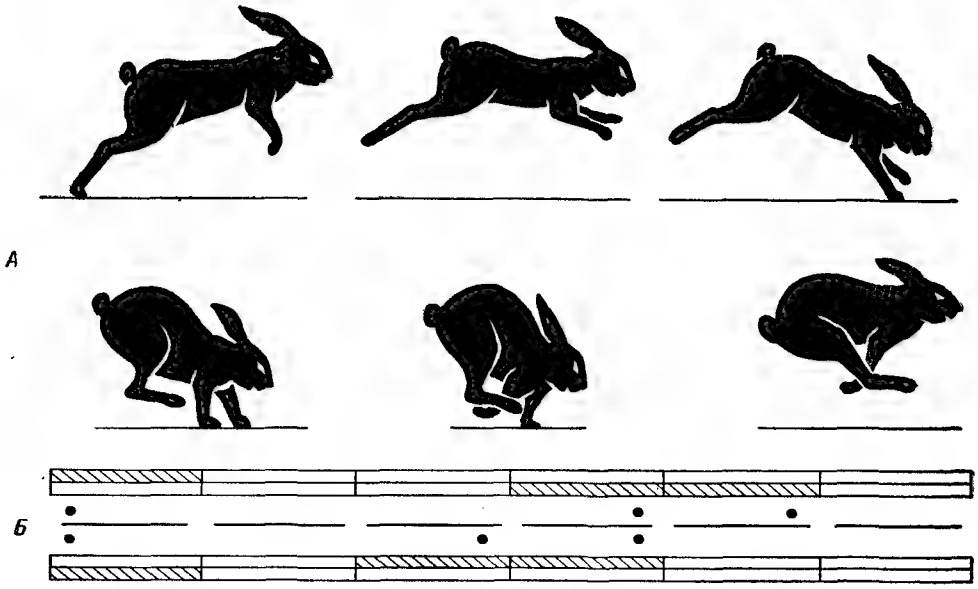


Рис. 30. Полупарный галоп зайца (*Lepus europaeus*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

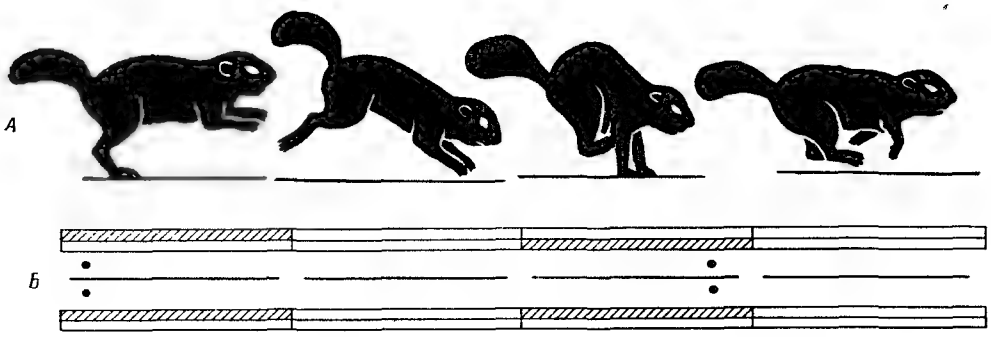


Рис. 31. Парный галоп длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

ступает стадия растянутого полета, оканчивающаяся последовательным приземлением на передние конечности. Толчок же передних конечностей обеспечивает второй полет в воздухе. Таким образом, полупарный галоп идентичен легкому галопу, в котором задние конечности работают в унисон. При парном галопе (bound — Howell, 1944) с опорной формулой 2—0—2—0 (рис. 31) отталкивание передними и задними конечностями совершается в унисон. Хауэлл считает, что парный галоп возникает в случаях, когда млекопитающим приходится бежать в очень тяжелых условиях — глубокий снег, липкая грязь и т. д. На самом же деле парный галоп — обычный скоростной аллюр ряда мелких млекопитающих (суслики, ласки, пищухи и др.).

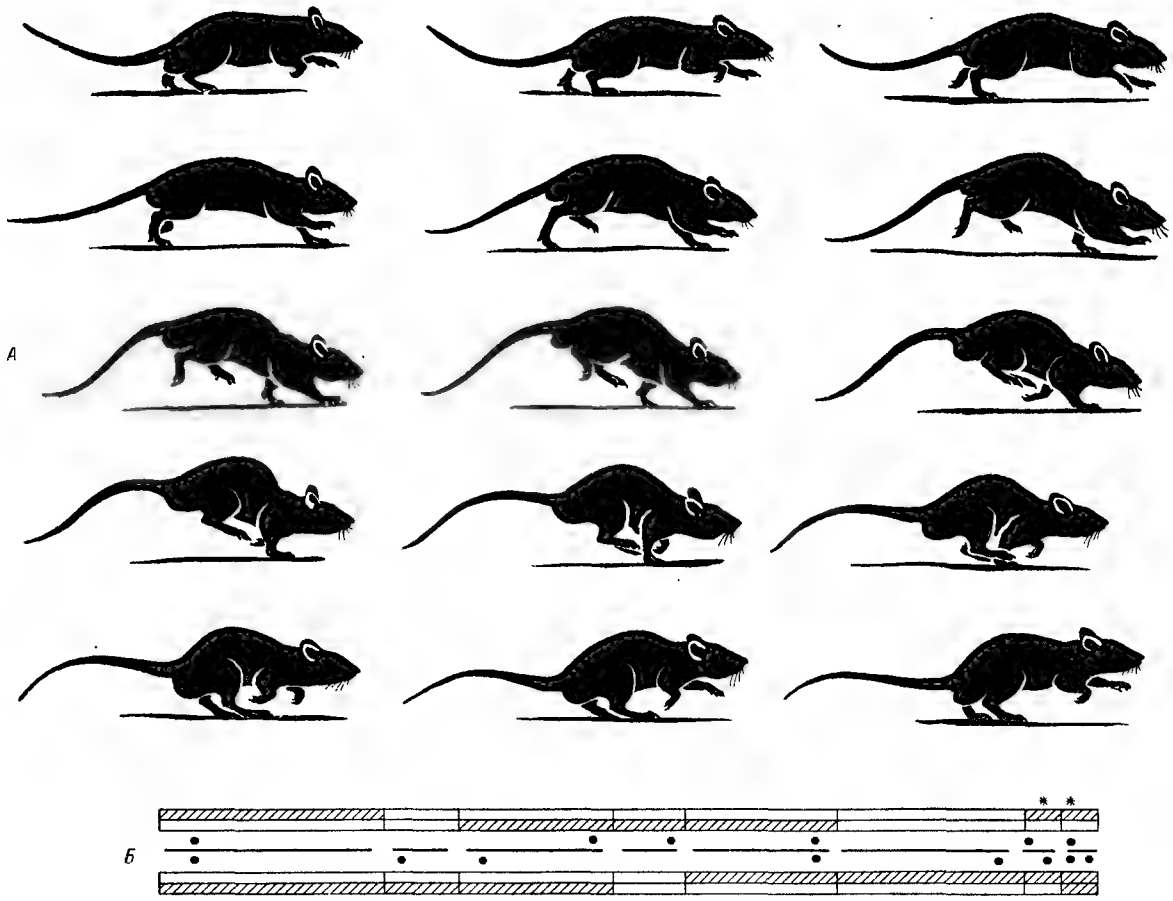


Рис. 32. Замедленный примитивный рикошетирующий прыжок серой крысы (*Rattus norvegicus*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

Вероятные стадии на графике опоры отмечены звездочкой.

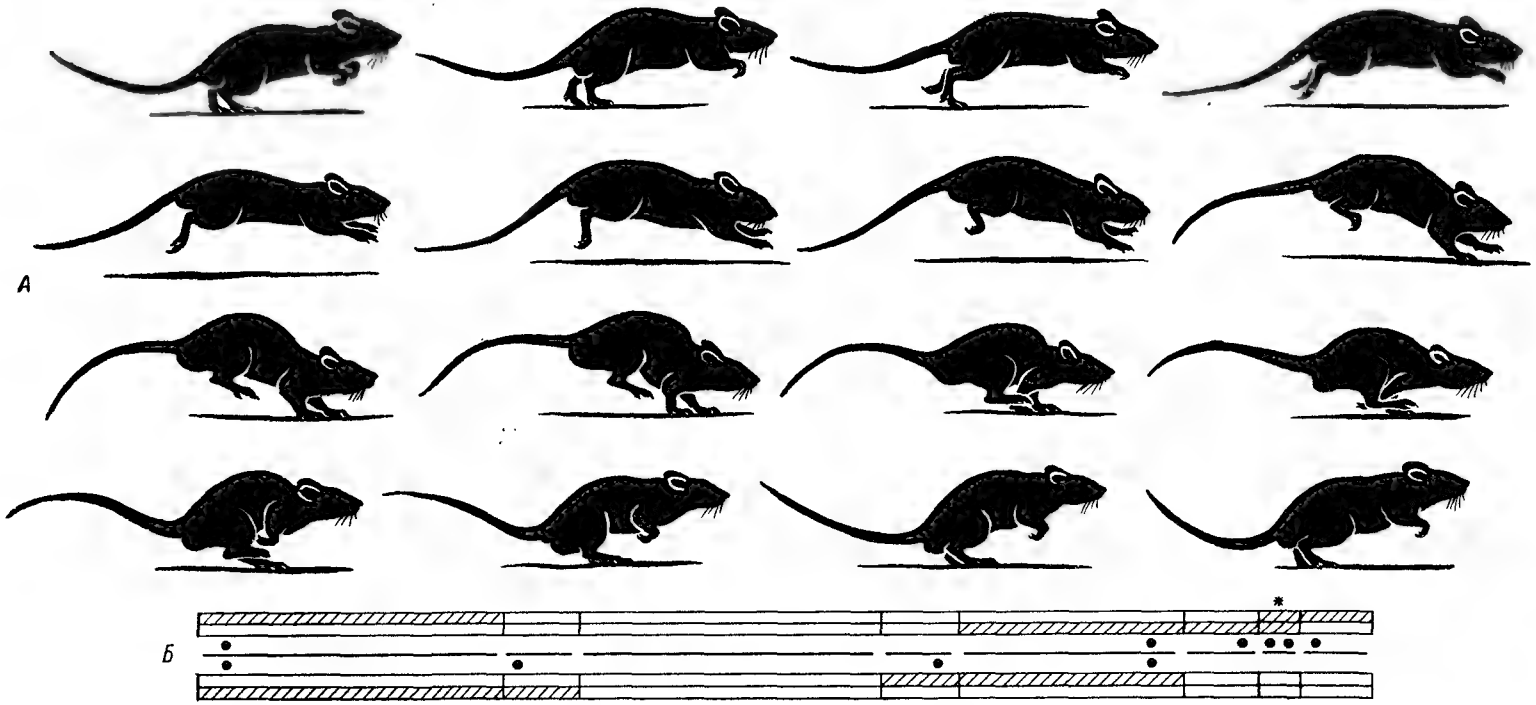


Рис. 33. Примитивный рикошетирующий прыжок серой крысы (*Rattus norvegicus*) (*А*) и его опорный график (*Б*).
Вероятные стадии на графике отмечены звездочкой.

Так же, как и в галопе, в примитивном рикошетирующем прыжке различают ряд форм, связанных с постепенным ускорением движения. Замедленный примитивный рикошетирующий прыжок (рис. 32) с опорной формулой 2—1—2—1—2—1—2—3 характеризуется тем, что последняя передняя конечность отрывается после приземления на первую и даже вторую заднюю конечность. После этой трехопорной стадии отрываются передняя, а затем и задняя конечности, но вторая задняя конечность — только после приземления на переднюю. Некоторое ускорение этого движения приводит к типичному примитивному рикошетирующему прыжку (рис. 33) с опорной формулой 1—2—1—0—1—2—1—2, которая сходна с формулой тяжелого галопа. Однако при тяжелом галопе стадия полета в воздухе наступает после толчка передними конечностями, а во время примитивного рикошетирующего прыжка — после толчка задними конечностями. Приземление после стадии полета совершается последовательно на передние конечности, но до отрыва второй передней успевает приземлиться первая задняя. Поэтому второй стадии полета после толчка передними конечностями не наступает. Ускорение этого аллюра достигается увеличением стадии полета после толчка задних конечностей. Так как для примитивного рикошетирующего прыжка характерен пропорциональный его длине занос задних конечностей вперед, то постепенно задние и передние конечности сближаются в воздухе (рис. 34), и на следующем этапе его ускорения задние конечности приземляются раньше отрыва передних и вновь появляется четырехопорная стадия. Опорная формула при этом приобретает следующее выражение: 2—0—1—2—4. Дальнейшее увеличение прыжка приводит к тому, что задние конечности уже в воздухе перегоняют передние

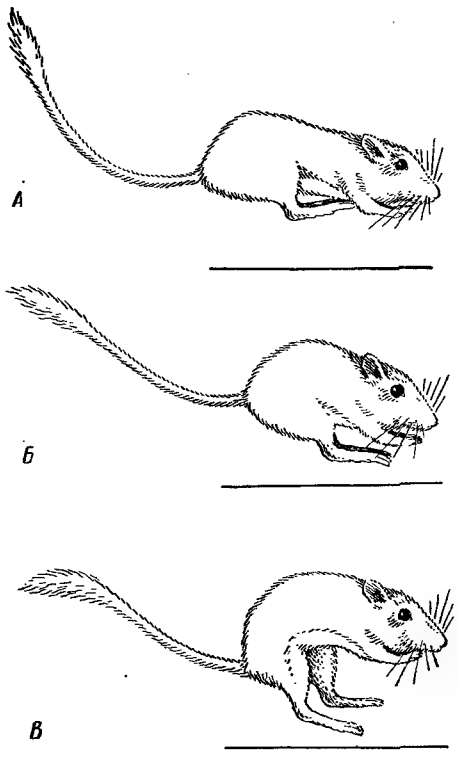


Рис. 34. Увеличение степени заноса задних конечностей у песчанок в связи с удлинением прыжка.

А — на 45 см; *Б* — на 55 см; *В* — на 70 см.

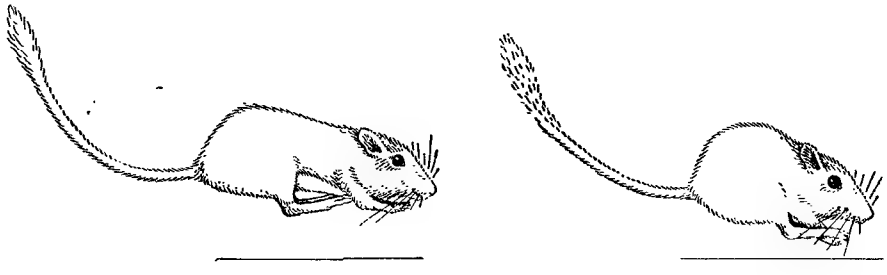


Рис. 35. Примитивный рикошетирующий прыжок песчанки (*Meriones meridianus*) с приземлением сначала на задние, а потом и на передние конечности.

и приземление вторично совершается на них. Первоначально после падения на задние конечности опускаются и передние (рис. 35). При дальнейшем ускорении с увеличением прыжка задние конечности настолько выносятся вперед, что полностью принимают на себя функцию опоры, так как передние перестают касаться почвы. Бег становится двуногим (рис. 36). Таким образом, появление двуногого бега связано с повышением скорости у животных, приспособленных к примитивному рикошету. Однако у специализированных в двуногом рикошете животных уже и при небольших скоростях бега животное передвигается только на двух задних конечностях.

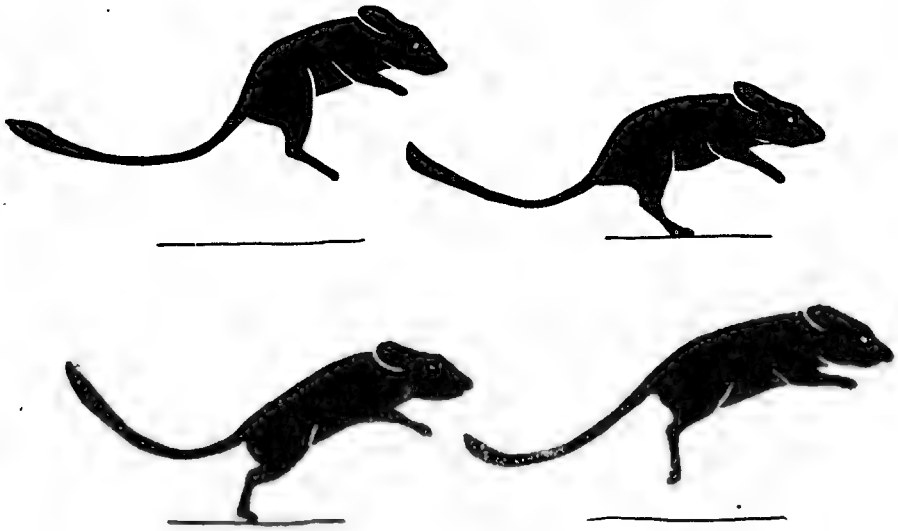


Рис. 36. Двуногий рикошет мышевидного хомячка (*Calomyscus bailwardi*).

Двуногий рикошет может иметь три формы: полупарный, парный и перемежающийся.[8] При парном рикошете (рис. 37) опорная формула 2—0 (hop — Howell, 1944), задние конечности работают в унисон. При полупарном рикошете удары конечностей несколько разобщены, поэтому формула приобретает следующий вид: 1—2—1—0 (рис. 38, 39), а при перемежающемся рикошете после толчка каждой конечности наступает стадия полета (рис. 40). После толчка первой конечности стадия полета мала, а второй — очень велика. Опорная формула приобретает следующий вид: 1—0—1—0.

Основное принципиальное отличие галопа от рикошета обнаруживается в стадии полета, однако почти всегда эти аллюры можно различать и по опорной формуле. Если в начале стадии полета интенсивность заноса задних конечностей вперед увеличивается пропорционально возрастанию длины прыжка, то это — примитивный рикошетирующий прыжок. Если же интенсивность заноса задних конечностей вперед уменьшается пропорционально величине прыжка, то эти аллюры должны называться галопом.

Характерные для вида особенности механики движения необходимо изучать при схожих аллюрах, иначе трудно будет разграничить, какие

[8] Называя бегом все скоростные аллюры, имеющие стадию полета, я под этим наименованием объединяю такие формы локомоции, как бег кенгуру, тушканчиков, копытных, хищников и др. В обиходе, когда речь идет о беге кенгуру или тушканчика, часто говорят «бег прыжками». Однако любой бег как раз и есть бег прыжками. Бег прыжками от собственно прыжка отличается тем, что в последовательных циклах стадии полета примерно равны друг другу, а при прыжке одна стадия полета оказывается значительно длиннее прочих. Прыжок может быть с места, когда он начинается из положения покоя, и с разгона, когда перед одной большой стадией полета совершается несколько предварительных толчков.

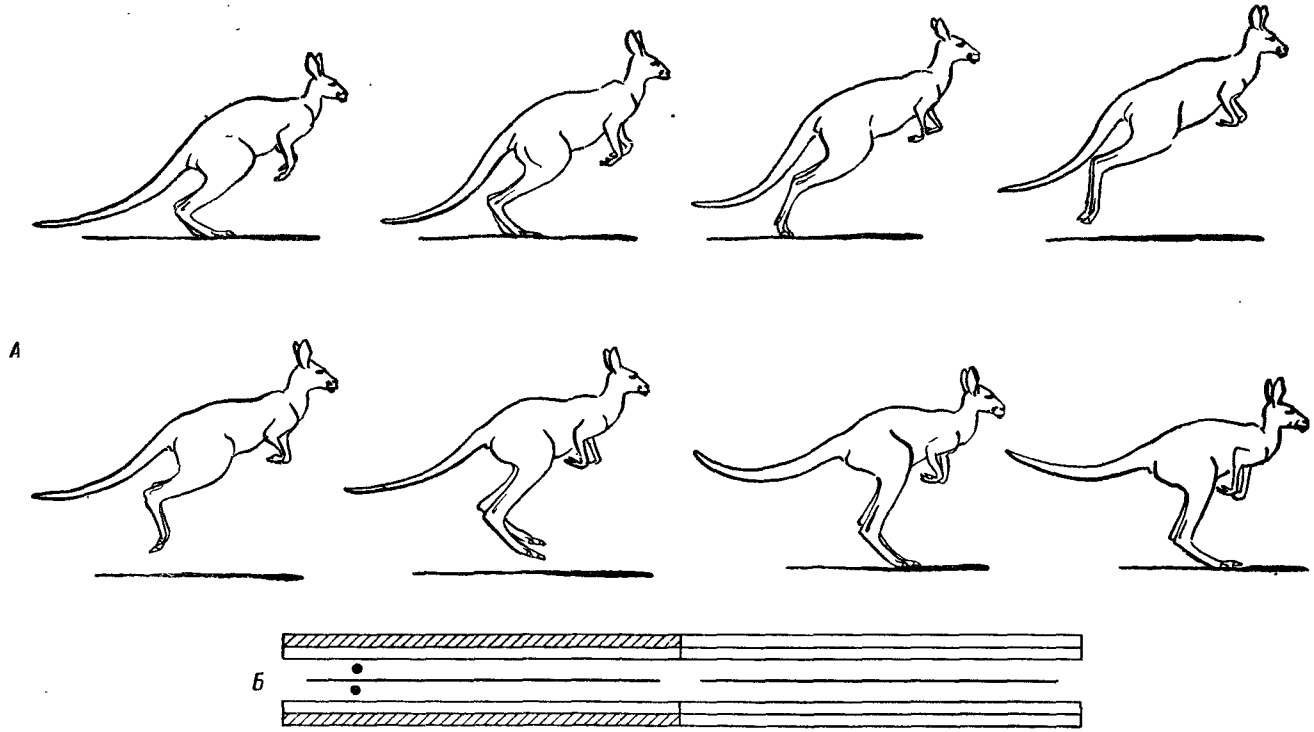


Рис. 37. Парный рикошет кенгуру (*Macropus rufus*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

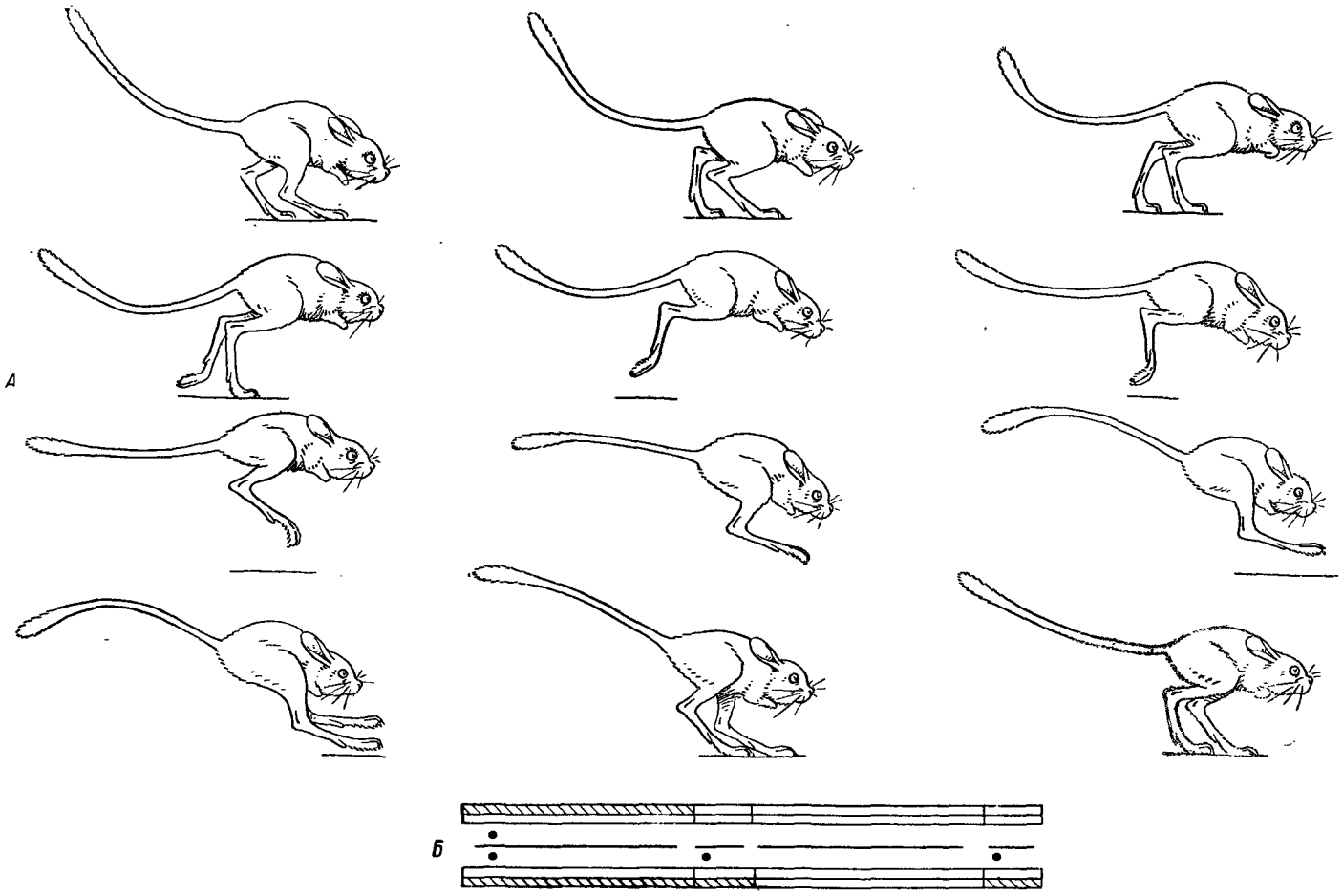


Рис. 38. Полупарный рикошет тушканчика (*Allactaga severtzovi*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

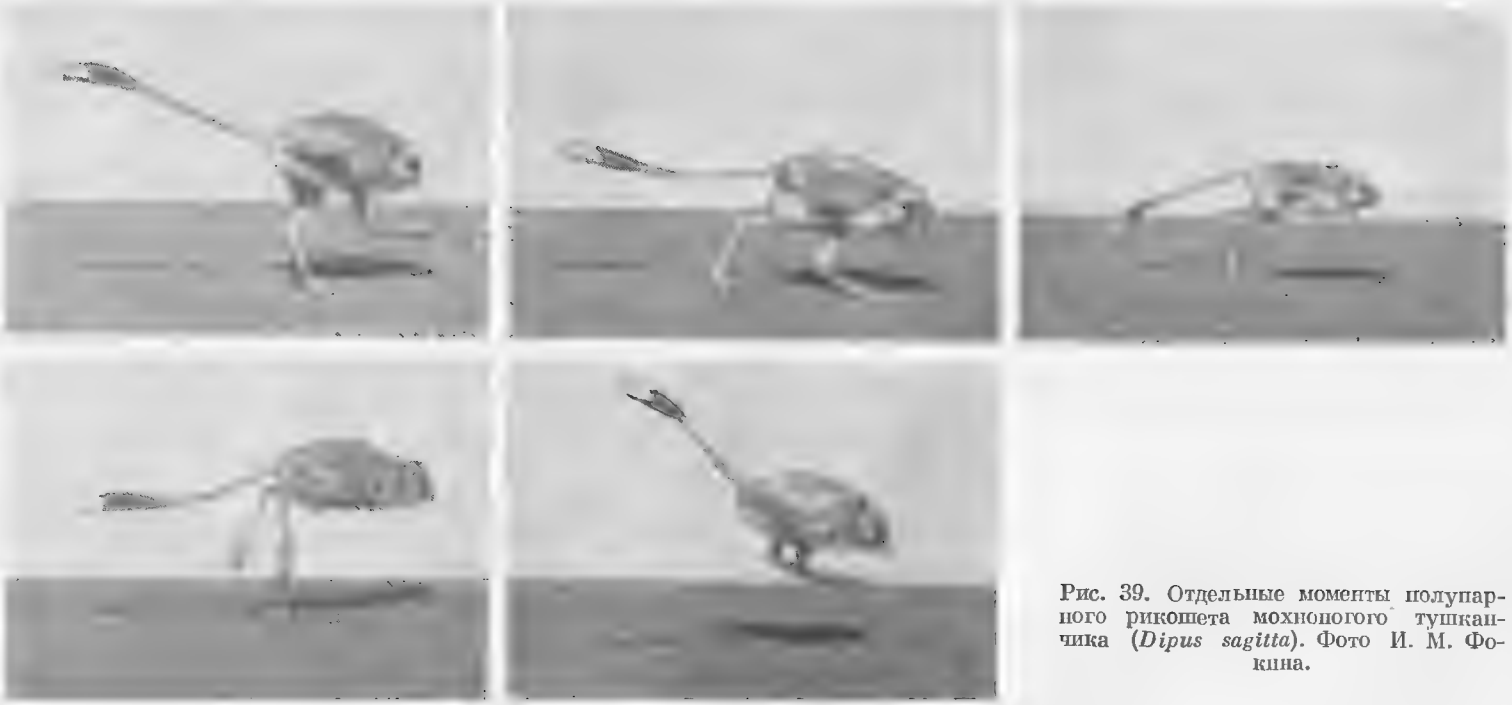


Рис. 39. Отдельные моменты полупарного рикошета мохноногого тушканчика (*Dipus sagitta*). Фото И. М. Фокина.

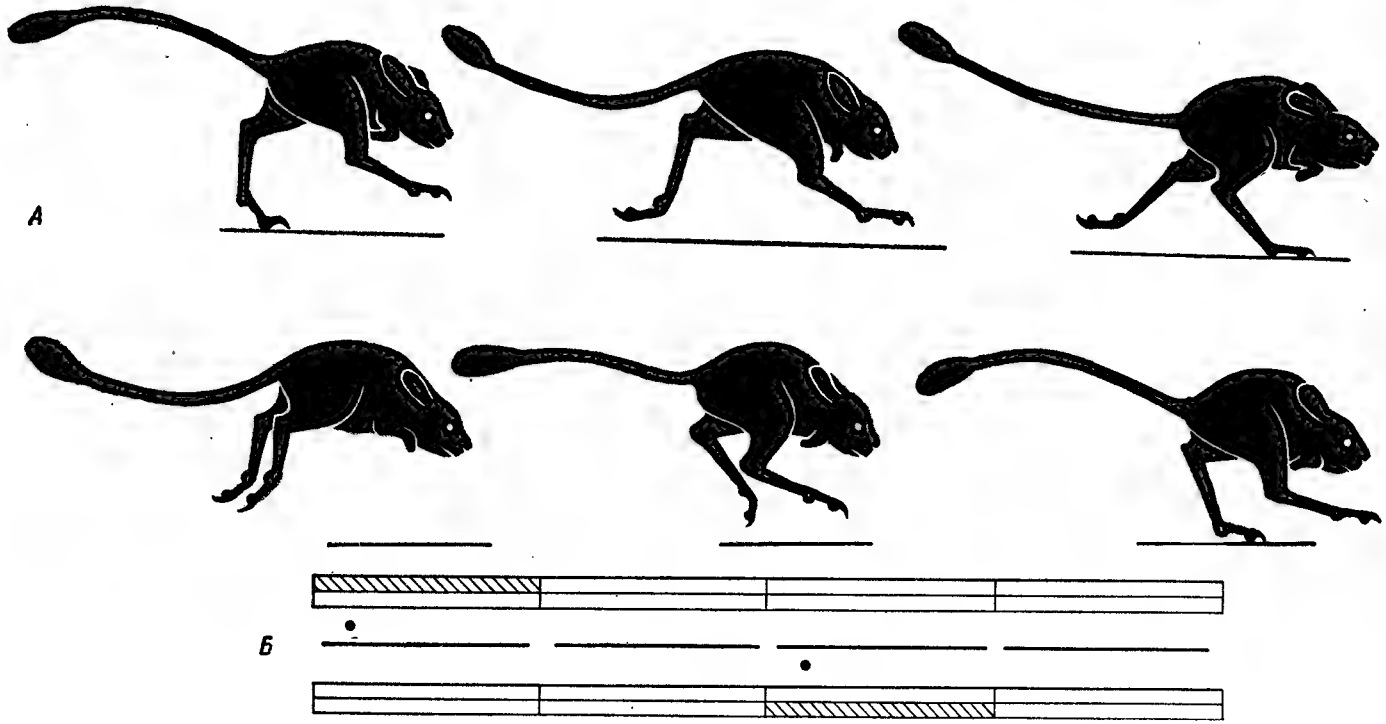


Рис. 40. Перемежающийся рикошет тушканчика (*Allactaga saltator*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

особенности движения связаны с разными аллюрами и какие специфичны для вида. Ограниченность исходного материала для сравнительно-биомеханических исследований делает очень желательным использование разностороннего материала. Поэтому ниже предлагается определительная таблица аллюров (Гамбарян, 1967б) по следам и способ приблизительного определения аллюра по отдельным фотографиям.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА АЛЛЮРОВ ПО СЛЕДАМ

1 (6). Имеются следы только задних конечностей.

2 (3). Следы расположены последовательно на равном расстоянии друг от друга . . . . . Симметричный шаг и бег (рис. 41, *1*).

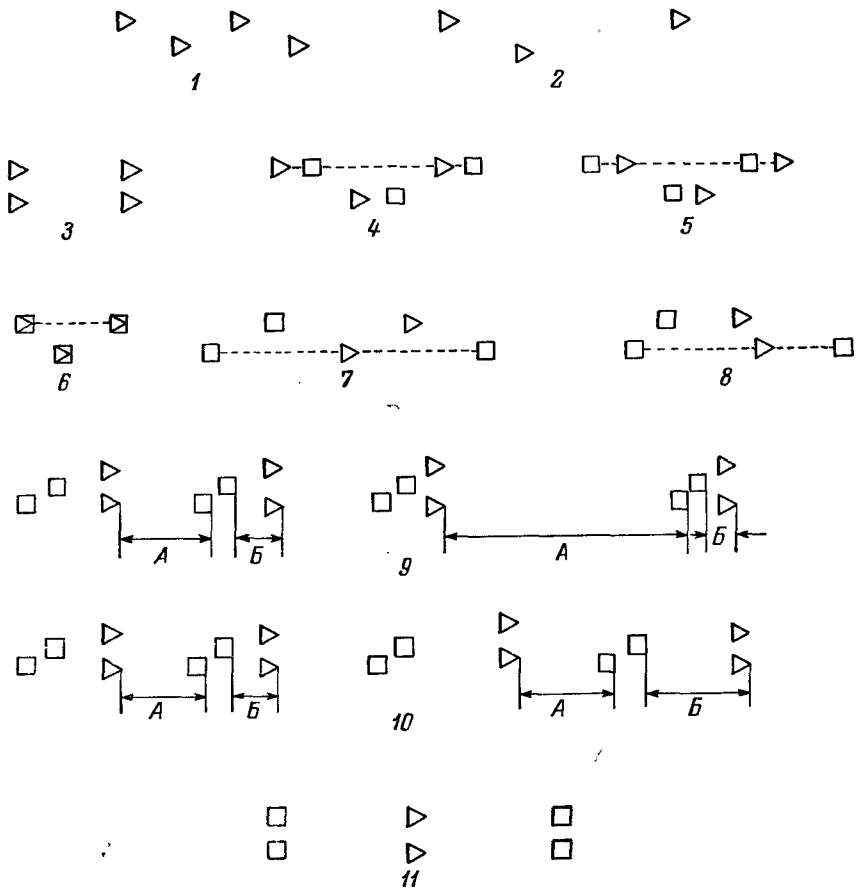


Рис. 41. Схема следов при разных аллюрах млекопитающих.

1 — симметричный шаг и бег; *2* — полупарный и перемежающийся рикошет; *3* — парный рикошет; *4—6* — симметричные аллюры; *7* — диагональный галоп; *8* — латеральный галоп; *9* — примитивный рикошет при малых и больших скоростях бега; *10* — полупарный галоп при малых и больших скоростях бега; *11* — парный галоп. *Треугольники* — следы задних, *квадраты* — передних конечностей. *А* — растянутая, *Б* — перекрещенная стадии полета; *прерывистая линия* — ось цикла.

3 (2). Следы расположены не на равном расстоянии друг от друга.

4 (5). Следы расположены последовательно . . . . . Полупарный и перемежающийся рикошеты (рис. 41, *2*).

5 (4). Следы расположены попарно . . . Парный рикошет (рис. 41, *3*).

6 (1). Имеются следы и задних, и передних конечностей.

7 (8). Следы конечностей чередуются в следующем порядке: задняя—передняя, задняя—передняя, или след задней конечности кроет след передней; расстояние между следами одной стороны всегда равное . . . . . Симметричные аллюры (рис. 41, *4—6*).

8 (7). Следы конечностей чередуются в следующем порядке: задняя—задняя, передняя—передняя, или расположены попарно: задние—передние; если же следы расположены в ином порядке, то они сгруппированы по четыре, причем каждая группа находится от последующей на значительном расстоянии.

9 (12). Следы всех конечностей располагаются последовательно.

10 (11). Следы правой и левой сторон чередуются . . . . . Диагональный галоп (рис. 41, *7*).

11 (10). Следы конечностей правой и левой сторон не чередуются . . . . . Латеральный галоп (рис. 41, *8*).

12 (9). Следы по крайней мере одной пары конечностей ставятся парно.

13 (16). Следы задних конечностей парные, а передних последовательные.

14 (15). Как правило, возрастание расстояния между следами задних и передних конечностей сопровождается уменьшением расстояния между следами передних и задних . . . . . Примитивный рикошет (рис. 41, *9*).

15 (14). Как правило, возрастание расстояния между следами задних и передних ног сопровождается увеличением расстояния между следами передних и задних конечностей . . . . . Полупарный галоп (рис. 41, *10*).[9]

16 (13). Следы и задних, и передних конечностей парные . . . . . Парный галоп (рис. 41, *11*).

Определение аллюра по фотографии

Для точного определения аллюра нужно иметь восемь последовательных стадий опоры. По отдельной фотографии можно судить обычно о трех, четырех стадиях опоры. Тем не менее довольно точно характеризуется аллюр и по отдельной фотографии. Покажем это на примерах. На фотографии (рис. 42) лев опирается на две правые конечности, а левая задняя уже почти приземлилась. Правая передняя находится примерно в середине фазы опоры, а левая — в середине фазы переноса, правая же задняя конечность приближается к концу фазы опоры. Этих данных достаточно для точного суждения о двух стадиях опоры и весьма вероятного предположения еще о двух стадиях. Первая, бесспорная, стадия изображена на фотографии (рис. 42, опорный график *2*), следующая точная стадия — опора на две задние и правую переднюю конечности (*3*). За ней следует ожидать отрыва правой задней до приземления левой передней (*4*). И, наконец, перед уловленной фотографом стадией лев опирался на две передние и правую заднюю конечности (*1*). Тем самым мы по этой фотографии восстановили четыре из восьми стадий цикла и определили, что лев передвигался нормальным шагом. На следующей фотографии (рис. 43) видим жирафу в стадии перекрещенного полета. На фотографии видно, что в первую очередь должна приземлиться левая задняя конечность, а последней оторвалась левая передняя. Тем самым можно считать, что жирафа бежала латеральным галопом. Правда, по этой фотографии трудно судить, во время легкого или тяжелого галопа сфотографировано это животное.

---

[9] Измерение следует проводить на участках без препятствий, так как, перепрыгивая через препятствие, животное меняет характер прыжка и соотношение расстояний между следами может оказаться нехарактерным для данного аллюра.

Рис. 42. Нормальный шаг льва (*Felis leo*). (Из: Хаксли, 1961).
Стрелка — направление движения. Остальные обозначения в тексте.

Рис. 43. Латеральный галоп жирафы (*Giraffa camelopardalis*). (Из: Huxley, 1964).

ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ МНОГООБРАЗИЯ АЛЛЮРОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Унаследованные от рыб волнообразные боковые изгибы тела, синхронизированные с симметричной диагональной последовательностью движения конечностей, закрепились у первичных наземных позвоночных в связи с их выгодностью. Боковые изгибы туловища выгодны потому, что при одинаковых размахах движения в суставах конечностей (тазобедренный и плечевой суставы) увеличивалась длина каждого шага (рис. 44). Диагональная симметричная последователь-

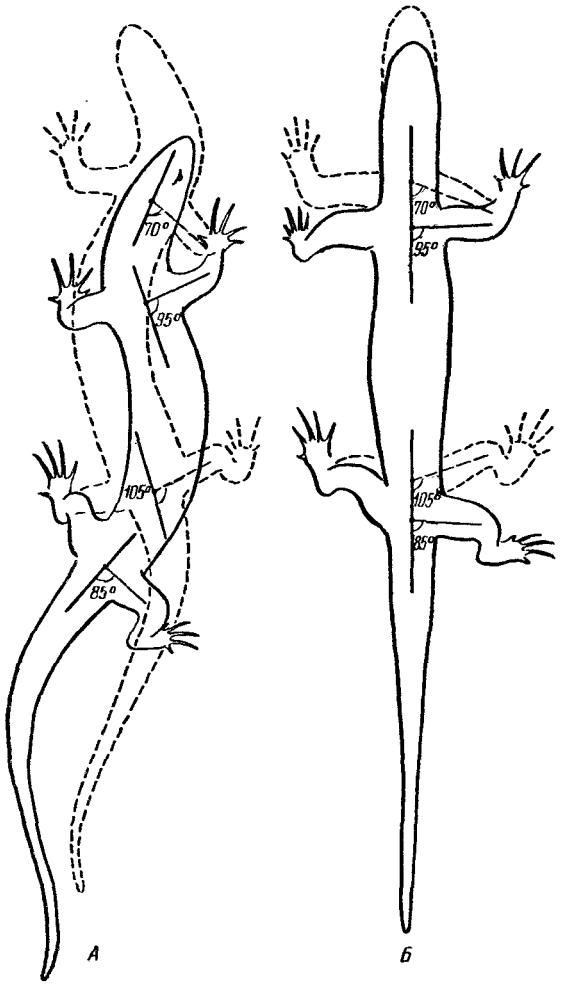


Рис. 44. Зависимость увеличения длины шага от изгибов тела при одинаковых углах шага у тетрапод.

А — шаг с изгибами тела; *Б* — шаг без изгибов тела.

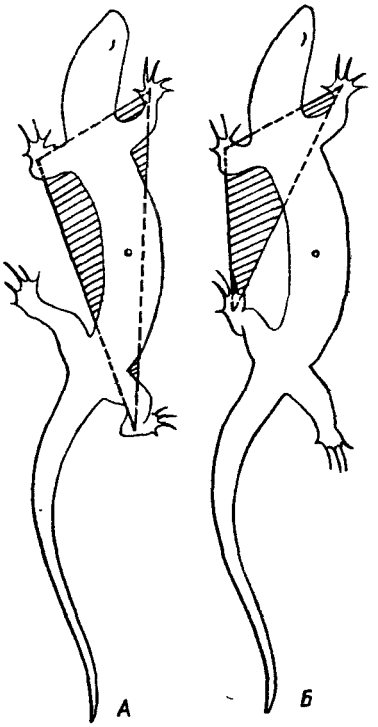


Рис. 45. Влияние последовательности движения конечностей на равновесие в стадии трехногой опоры у тетрапод.

А — симметрично-диагональная последовательность — равновесие устойчивое; *Б* — симметрично-латеральная последовательность — равновесие неустойчивое.

ность в перемещении конечностей выгодна тем, что все стадии трехногой опоры на протяжении всего цикла движения находятся в устойчивом равновесии, так как в этом случае отвес из центра тяжести не выходит за предел треугольника опоры (рис. 45, *А*). При латеральной же последовательности перемещения конечностей стадии трехногой опоры оказываются неуравновешенными (рис. 45, *Б*).

Освоение суши требовало ускорения передвижения по земле, и первичная локомоция (очень медленный диагональный шаг) оказалась не-

достаточной по скорости. Естественно, что наземные позвоночные должны были осваивать более быстрые формы передвижения. Прямой путь ускорения медленного шага, как видно из вышеизложенного (стр. 25), приводит к возникновению нормального шага, в котором имеется две стадии латеральной опоры (рис. 10), сохраняющиеся и при дальнейшем прямом ускорении движения. Стадия латеральной опоры имеет место также при иноходеобразных формах шага и при иноходях. Эти стадии особенно неустойчивы при расставленном положении конечностей, характерном для низших тетрапод (амфибии, рептилии).[10] Поэтому ускорение движения у низших тетрапод возможно только с изменением ритма локомоции в сторону рысеобразных аллюров, в которых отсутствует стадия латеральной опоры (Суханов, 1968). Одновременно с изменением ритма локомоции при ускорении наземного передвижения низших тетрапод может возникать и развиваться дифференциация функций конечностей. Задние локомоторные конечности начинают приобретать ведущую роль в локомоции, и ритм их работы становится несколько отличным от ритма работы передних конечностей. Так возникают рысеобразные аллюры и рыси с преобладанием задних конечностей. На этой базе при дальнейшем ускорении движения возникает двуногий бег пресмыкающихся (Суханов, 1963, 1967). Двуногий бег характерен для многих современных *Lacertilia* (Annandales, 1902; Green, 1902; Snyder, 1949, 1952, 1954).

Для скоростного передвижения сумчатых и плацентарных млекопитающих характерны асимметричные аллюры. Кроме того, в отличие от низших тетрапод у всех млекопитающих конечности расположены в парасагиттальной плоскости. Так как обе эти стороны строения и функции конечностей присущи всем млекопитающим,[11] то нужно полагать, что возникли они у их предков, приспосабливающихся к такому образу жизни, для которого асимметричная последовательность и парасагиттальное положение конечностей были безусловно выгодны.

Образ жизни древнейших млекопитающих интересовал всех исследователей, обсуждавших вопросы происхождения этой группы животных. Гексли (Huxley, 1880) считал, что предки сумчатых были приспособлены к лазанью по деревьям. К тому же заключению пришел Долло (Dollo, 1899a, 1899b), подробно исследовавший строение кисти примитивных сумчатых. Много доводов в пользу первичности древесного образа жизни сумчатых приводит Бенсли (Bensley, 1907a, 1907b), который специально исследовал строение лап современных сумчатых. Метью (Matthew, 1904, 1937) уже не только для сумчатых, но и для всех плацентарных признает первичным лазающий образ жизни. Аналогичного мнения придерживались и другие авторы (Gregory, 1913; Böker, 1926, 1935; Panzer, 1932; Simpson, 1937; Romer, 1945; Clark le Gross, 1949, и др.).

Гипотеза о первичности лазающего образа жизни млекопитающих обосновывалась изучением морфологических особенностей как ископаемых останков древнейших зверей, так и наиболее примитивных современных форм. Выяснилось, что у тех и других, во-первых, первый палец (pollex и hallux) противопоставлен всем остальным и, во-вторых, в предплечье и голени этих форм наблюдается хорошо выраженное приспособление для ротации (вращательная подвижность вокруг длинной оси этих костей). Оба эти свойства действительно являются характерной особенностью современных высокоспециализированных лазающих животных.

Кроме гипотезы о первичности лазающего образа жизни предков млекопитающих, высказывались и иные точки зрения. Грегори (Gregory,

[10] Конечности расположены в сегментальной плоскости, когда бедро и плечо перпендикулярны срединной плоскости симметрии.

[11] В дальнейшем, говоря о млекопитающих, я буду подразумевать сумчатых и плацентарных, но не другие группы зверей (однопроходные, многобугорчатые и т. д.).

1951) выдвинул предположение, что примитивные млекопитающие были эврибионтами, равно способными карабкаться, рыть и прыгать, и лишь непосредственные предки сумчатых вели лазающий образ жизни. Хайнес (Haines, 1958) провел подробное сравнение мускулатуры и внешней структуры кисти ихневмона (*Herpestes ichneumon*) с кистью ряда других млекопитающих. Эти исследования позволили ему доказать конвергентность развития хватательной функции у ряда групп современных зверей. Учитывая это, Хайнес присоединяется к мнению Грегори о вторичности приспособления к лазанью у плацентарных млекопитающих. Однако, на мой взгляд, работа Хайнеса скорее подтверждает, чем опровергает гипотезу о первичности их лазающего образа жизни. Дело в том, что немногочисленные найденные остатки юрских млекопитающих из группы *Pantheteria*, от которых, вероятно, произошли современные сумчатые и плацентарные, скорее свидетельствуют о наличии у этих животных противопоставления первых пальцев другим и ротации голени и предплечья. В таком случае конвергентное развитие аналогичных признаков у разных групп современных лазающих млекопитающих свидетельствует о том, что их предки тоже вели лазающий образ жизни.

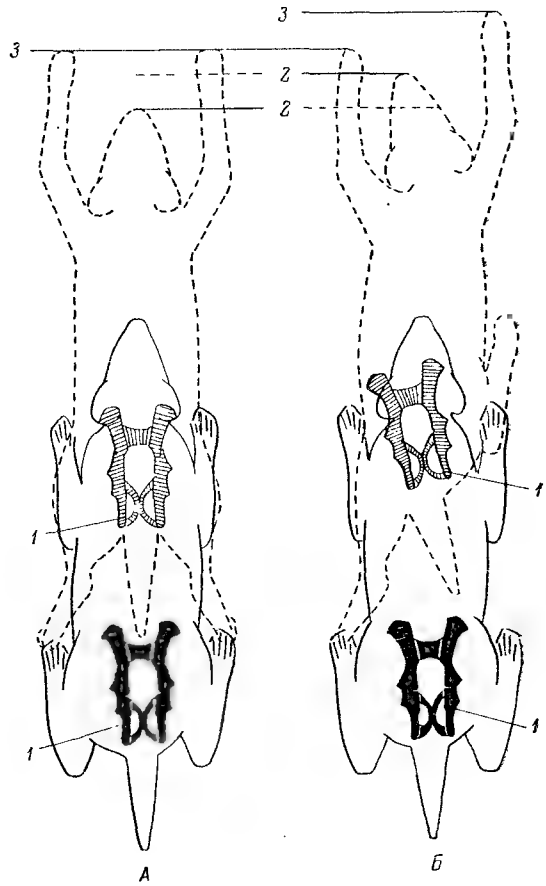


Рис. 46. Влияние последовательности движения конечностей на длину шага у тетрапод.

А — асимметричная, *Б* — симметричная последовательности; *1* — таз; *2* — кончик морды; *3* — кисть.

Чтобы признать гипотезу о первичности лазающего образа жизни предков млекопитающих, нужно наряду с фактами морфологического порядка доказать, что лазанье должно было вызвать возникновение асимметричной последовательности движений конечностей и привести к их перемещению из сегментальной в парасагиттальную плоскость. Выше уже отмечалось, что эти особенности положения конечностей и последовательности их движения имеют место у всех современных млекопитающих и, следовательно, должны были развиться у их общих предков.

Очевидно, что лазанье не может вызвать таких изменений в положении и последовательности движений конечностей. И вот почему. Следует различать две формы лазанья по деревьям: медленное перелезание с ветки на ветку и быстрое перепрыгивание с одной ветки на другую. Легко показать, что медленное перелезание в асимметричной последовательности не дает каких-либо преимуществ перед симметричным движением, поскольку это может привести лишь к уменьшению шага (рис. 46). К тому же парасагиттальное положение конечностей не способствует обхватыванию

ветвей. Быстрое же перепрыгивание основано на ином типе движения, которое, как мне кажется, не могло быть первичным в локомоции млекопитающих. Подробнее это будет рассмотрено ниже (стр. 57).

Мною выдвигается новая гипотеза (Гамбарян, 1967а) о первичном полуроющем образе жизни млекопитающих, которая в отличие от изложенных выше позволяет представить процесс возникновения парасагиттального положения конечностей и асимметричной последовательности их движения. Этой гипотезе не противоречат и морфологические признаки

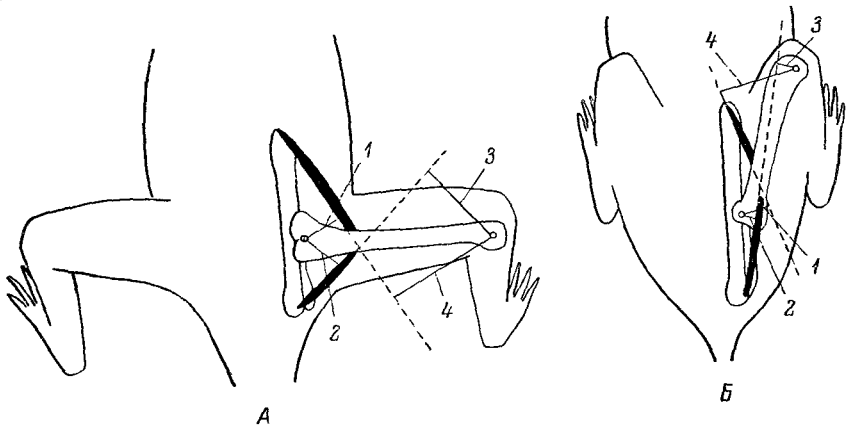


Рис. 47. Влияние положения конечностей на нагрузку мышц во время рытья.

А — расставленное положение, *Б* — парасагиттальное положение конечностей; *1, 2* — плечи рычагов приложения сил в тазобедренном суставе; *3, 4* — плечи приложения сил в коленном суставе.

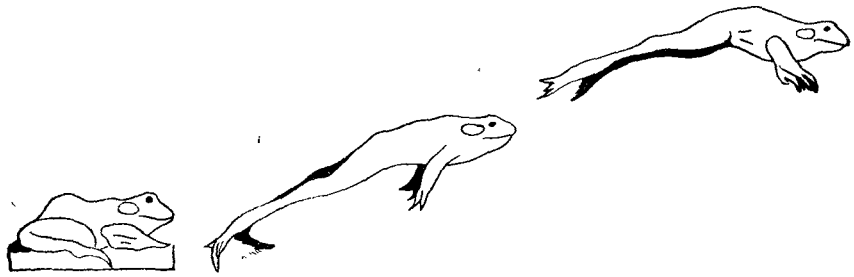


Рис. 48. Прыжок лягушки. (Из: Whithing, 1961).

ископаемых форм, служившие обычно для доказательства первичного лазающего образа их жизни.

Общепризнано, что предки млекопитающих были небольшими зверьками величиной с крысу или мышь, в основном питавшимися беспозвоночными животными. Они, вероятно, обитали в лесах из хвощей, древовидных папоротников и примитивных голосемянных растений. Поиски пищи вызвали необходимость разгребать листья, лесную подстилку и верхние слои почвы, где беспозвоночные наиболее обильны. При этом их задние конечности должны были упираться в грунт, чтобы обеспечить одновременную или попеременную работу передних конечностей. Опора на две задние конечности нарушает первичную симметричную последовательность движения конечностей. При разгребании листьев или верхних слоев почвы передние конечности двигаются спереди назад или спереди вбок и назад. В обоих случаях тело стремится сдвинуться вперед с тем большей силой, чем больше сопротивление разгребаемого лапой суб-

страта. Продвижению тела вперед противодействует упор задними конечностями. При рептилийном (расставленном) положении конечностей (рис. 47, *А*) всё сопротивление движению ложится на мышцы, приложенные к плечу, равному перпендикуляру из оси движения в коленном суставе к направлению мышечной тяги. При парасагиттальном положении конечностей (рис. 47, *Б*) это плечо уменьшается и основное давление проходит через костно-связочный аппарат; фиксация тела происходит с минимальными затратами мышечной энергии.

Таким образом, как появление асимметричной последовательности движения конечностей, так и возникновение парасагиттального их положения может быть хорошо объяснено тем, что предкам млекопитающих приходилось часто копать для добывания пищи. Предлагаемая мною гипотеза не противоречит признанию возможности многообразия их движений, однако специфические признаки млекопитающих у них, на мой взгляд, должны были развиваться в связи с роющей *деятельностью, а не непосредственно с локомоцией.*

Первичные млекопитающие жили в окружении хищных рептилий, поэтому эволюция их должна была идти путем выработки разных способов защиты от хищников. Таковыми могли стать или быстрые перебежки от одного убежища к другому, или дальнейшее усовершенствование способности к рытью, или приспособление к лазанью. Уже парасагиттальное положение конечностей и асимметричная последовательность их движения привели к смене свойственных рептилиям горизонтальных изгибов тела на вертикальные, что позволило животным передвигаться прыжками, при которых полет в воздухе обеспечивается толчком обеих задних конечностей. Прыжок в вертикальной плоскости свойствен не только млекопитающим. Так, например, в вертикальной плоскости (рис. 48) прыгают амфибии (Hirsch, 1931; Whithing, 1961), двуногий бег рептилий тоже фактически является серией прыжков в вертикальной плоскости. Однако наиболее экономичен и выгоден бег вертикальными прыжками именно у млекопитающих. Объясняется это тем, что у рептилий и амфибий из-за расставленного положения конечностей направление движения толкающего конца конечностей не совпадает с линией полета. Часть силы толчка бесполезно гасится противоположной конечностью или расходуется на непроизводительные боковые изгибы туловища (рис. 49). Только у млекопитающих с их парасагиттальным положением конечностей траектория вертикального прыжка совпадает с направлением толчка проксимального конца бедренной кости, что обеспечивает эффективное использование мышечной энергии животного.

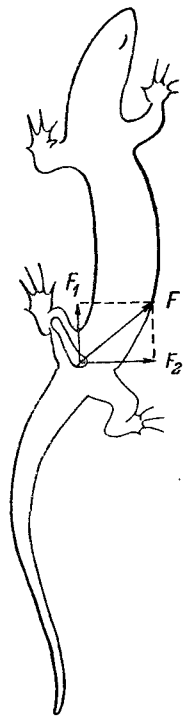


Рис. 49. Разложение сил толчка бедренной кости во время шага при расставленном положении конечностей.

F — направление толчка; F_1 — пропульсивная составляющая; F_2 — боковая составляющая.

При симметричных аллюрах перенос конечностей осуществляется непосредственно вслед за окончанием фазы опоры, что обеспечивает равномерный ритм работы конечностей, необходимый при этих аллюрах. Нервно-мышечные рефлексы, обеспечивающие такой равномерный характер движения, можно также считать примитивными. Этот примитивный характер работы конечностей первоначально должен был сохраняться и при асимметричных аллюрах. В этом случае задние конечности, дающие основной толчок, уже в воздухе успевают подготовиться к следующему

толчку, что потенциально способствует разделению функций передних и задних конечностей. Задние конечности становятся пропульсивными, а передние — амортизационными. Такой четвероногий аллюр (рис. 33), когда задние конечности после отрыва сразу же начинают заноситься вперед, назван мною «примитивным рикошетирующим прыжком» (см. выше, стр. 35, 42—47).

Ускорение бега этим аллюром ведет к удлинению каждого прыжка, при этом задние конечности все больше и больше заносятся вперед, что приводит в конце концов к двуногому бегу. У наиболее специализированных рикошетирующих животных опора на передние конечности может полностью выпадать из локомоторного цикла не только при быстром беге, но и при медленном движении короткими прыжками. Таков один из путей возникновения бипедализма, имеющего место у тушканчиков, кенгуру и ряда других животных.

Зверьки, освоившие примитивный рикошетирующий прыжок, должны были быть более подвижными, чем их полуроющие предки, и поэтому именно они смогли начать фронтальное освоение самых разных биотопов. Часть из них все более приспосабливается к рытью, другие начинают лазать по деревьям, третьи выходят в открытые пространства, где или приспосабливаются к быстрому бегу, или специализируются в рытье нор-убежищ. Те формы, которые осваивали лазанье, должны были уметь перепрыгивать быстро с ветки на ветку, тем самым спасаясь от хищников. Однако такие прыжки требовали нарушения свойственного примитивному рикошетирующему прыжку характера работы конечностей. Дело в том, что во время примитивного рикошетирующего прыжка степень заноса задних конечностей вперед в воздухе зависит от длины прыжка. Поэтому при больших расстояниях между ветками приземление должно было совершаться на задние конечности, а при малых — на передние. Естественно, что такие различия в типе приземления затрудняют координацию прыжка, точный его расчет и удержание тела от падения. Поэтому лазающий образ жизни, связанный с перепрыгиванием с ветки на ветку, приводил к тому, что животное начинало в воздухе (в стадии свободного полета) тормозить перенос задних конечностей вперед и они подтягивались уже после приземления на передние конечности.

Вторичный переход на землю лазающих зверьков происходит с сохранением нового ритма работы нервно-мышечного аппарата конечностей как механически более выгодного. Выгодность нового ритма работы конечностей особенно ясно проявляется во время преодоления препятствий, когда оттянутые назад конечности (рис. 50, *Б*) позволяют животному подыматься на меньшую высоту и преодолевать препятствия с малой крутизной траектории полета. Во время примитивного рикошетирующего прыжка, когда животное находится над препятствием, конечности оказываются вытянутыми вниз (рис. 50, *А*), что ведет к увеличению крутизны траектории прыжка.

Возникший в связи с вторичным переходом на землю новый асимметричный аллюр именуется «галопом» (см. описание галопа выше, стр. 35—39).[12] Действие конечностей при галопе заметно отличается от такового во время примитивного рикошетирующего прыжка. При галопе передние конечности не только обеспечивают амортизацию толчков, но и осуществляют вторичный толчок, в результате которого в цикле появляется вторая стадия полета — перекрещенный полет (рис. 24—31).

Причинами возникновения галопа может быть не только приспособление к лазанью, но, например, и перепрыгивание с камня на камень

---

[12] Разные формы галопа описаны во многих трудах, однако примитивный рикошетирующий прыжок и галоп были разграничены лишь в 1955 г. (Гамбарян, 1955).

у животных, освоивших россыпи камней как основные местообитания. Аналогичное изменение работы конечностей может происходить и у лесных животных, вынужденных при беге часто преодолевать препятствия. Каковы бы ни были причины возникновения галопа, но возврат от него вновь к примитивному рикошетирующему прыжку представить затруд-

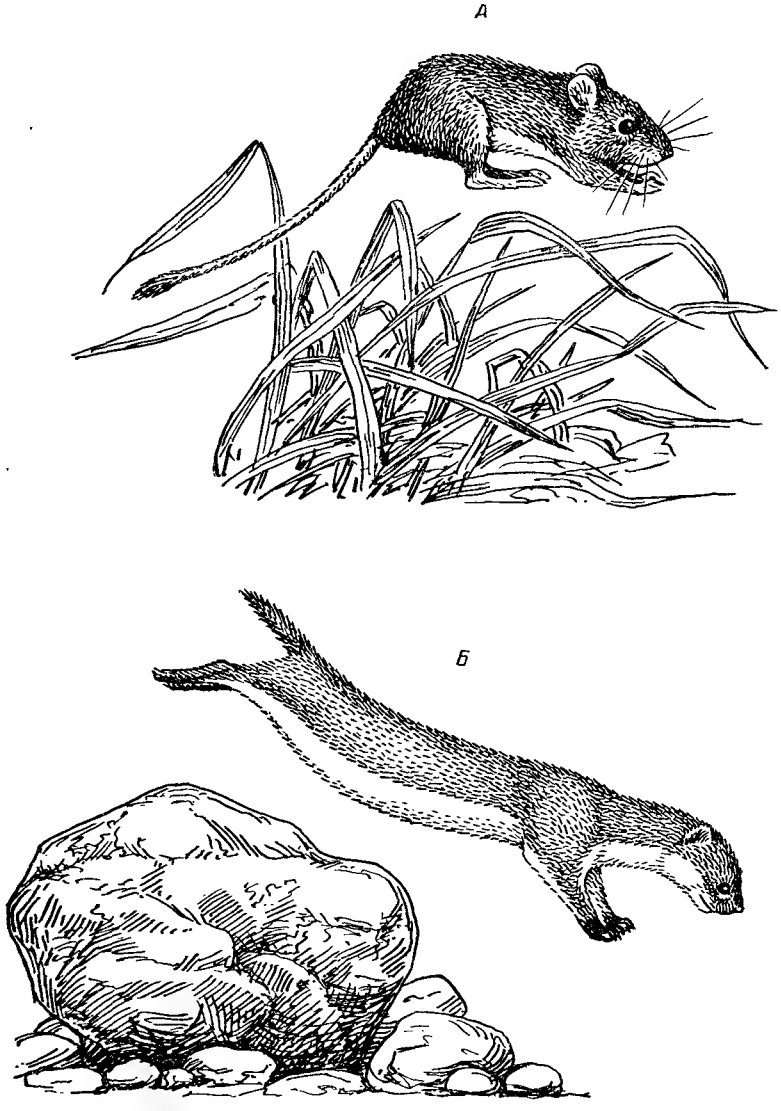


Рис. 50. Прыжок млекопитающих при разных аллюрах.

А — примитивный рикошет (поднятие тела на высоту препятствия и длину конечностей); *Б* — галоп (поднятие тела только на высоту препятствия).

нительно, так как при этом нужно признать возможным появление менее выгодного аллюра из более выгодного, что противоречит приспособительному характеру филогенеза.

В свете всего вышеизложенного легко понять, почему мы не можем признать первичным для предков млекопитающих не только медленное лазанье, но и передвижение прыжками с ветки на ветку. Такой способ передвижения неминуемо должен привести к торможению переноса зад-

них конечностей вперед вплоть до приземления на передние конечности, т. е. минуя стадию примитивного рикошетирующего прыжка, свойственного многим современным примитивным группам млекопитающих (сумчатые, насекомоядные, некоторые грызуны).

Все эти противоречия исчезают, если признать первичным наземный полуроющий образ жизни предков сумчатых и плацентарных млекопитающих. Однако для принятия этой гипотезы нужно найти новое толкование морфологических признаков, приводившихся в доказательство первично-лазающего образа жизни. Нужно объяснить, почему примитивные млекопитающие имели бóльшую подвижность в предплечье и голени и почему у них первый палец был противопоставлен другим. Ведь именно эти признаки характерны для современных лазающих млекопитающих и, вероятно, имели место у предков современных млекопитающих.

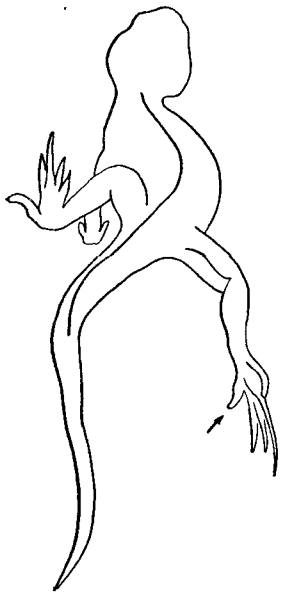


Рис. 51. Противопоставление первого пальца (*стрелка*) при двуногом беге *Lacertilia*. (По: Snyder, 1962).

Не возникает сомнения, что млекопитающие произошли от рептилий с типичным для этой группы расставленным, а не парасагиттальным положением конечностей. При наземном передвижении териоморфных рептилий кисть и стопа, по-видимому, ставились параллельно плоскости симметрии туловища (Schaeffer, 1941). Сохранение такого положения стопы и кисти на протяжении всей фазы опоры для животных, имеющих расставленное положение конечностей, возможно лишь при ротации в предплечье и голени. Однако, по-видимому, при скором движении в конце фазы опоры происходит выворачивание стопы и кисти наружу. Последним в землю упирается первый палец, противопоставление которого остальным обеспечивает конечный толчок. Интересно отметить, что у современных *Lacertilia* противопоставление первого пальца наблюдается (рис. 51) даже при специализации в двуногом беге (Snyder, 1954).[13] Выворачивание наружу кисти и стопы в свою очередь возможно лишь при одновременной ротации в предплечье и голени. Таким образом, как ротация в предплечье и голени, так и противопоставление первого пальца другим, действительно, должны были иметь место у предков современных млекопитающих, однако обе эти особенности сохранились в результате унаследованного от рептилий расставленного в стороны положения конечностей, а не из-за приспособления к лазанью. При первичном полуроющем образе жизни предков млекопитающих эти обе особенности могли долгое время сохраняться, так как ротация в предплечье и противопоставление первого пальца всем остальным при рытье могут быть полезными. Свидетельством правомочности такого предположения может быть сохранение ротации в предплечье и противопоставление первого пальца даже у высокоспециализированных современных землероев (Гамбарян, 1960).

Вторичность и независимость появления ротации в предплечье и противопоставление первых пальцев у разных групп современных лазающих

---

[13] При исследовании следов современных *Lacertilia* и *Chelonia* это выворачивание выражается в характерном завихрении следа. Аналогичное представление получается и при детальном анализе киносъемок хвостатых амфибий.

млекопитающих (Haines, 1958) говорит о том, что до лазанья потомки полуроющих примитивных зверьков проходили стадию наземного существования. Для этих групп, вероятно, было характерно приспособление к бегу примитивным рикошетирующим прыжком, при котором эти особенности строения стило- и аутоподия оказались излишними. Дальнейший переход к лазанью во многих случаях приводил к вторичному увеличению подвижности в предплечье, но уже на иной основе и с другими целями.

Парасагиттальное положение конечностей, возникшее в результате первичного полуроющего образа жизни предков млекопитающих, приводит к тому, что стадия латеральной опоры по своей устойчивости оказывается почти не отличимой от стадии диагональной опоры. Поэтому в цикле движения млекопитающих может возникать стадия латеральной опоры. Рассматривая схему передвижения конечностей (рис. 52), видим, что вследствие отсутствия латеральной стадии опоры при медленном рысеобразном шаге (рис. 12) и медленной рыси (рис. 14) задняя конечность ставится сзади передней. Отрыв передней конечности перед установлением задней (стадия латеральной опоры) позволяет увеличить шаг задней конечности (рис. 52). Эта сторона локомоции становится особенно важной для медленного движения длинноногих форм. Чтобы не препятствовать увеличению шага за счет длины их конечностей, передняя конечность должна отрываться почти сразу же за отрывом задних конечностей. В результате этого изменение ритма локомоции в сторону рысей, необходимое пресмыкающимся, становится невыгодным для млекопитающих и ускорение их движения не связывается с изменением ритма локомоции в сторону рысей, а у длинноногих форм даже приводит к изменению ритма локомоции в сторону иноходей. Так, медленный иноходеобразный шаг становится обычным аллюром слонов и жираф (рис. 13).

Рис. 52. Увеличение длины шага из-за появления стадии латеральной опоры у млекопитающих.
А — очень медленный шаг; *Б* — нормальный шаг; $А_1$, $Б_1$ — следы животных при этих аллюрах.

Интересно отметить, что при асимметричных аллюрах латеральная последовательность движения конечностей оказывается более обычной, чем диагональная. Только у тяжелых животных открытых пространств возникает приспособление к бегу диагональным галопом (крупные *Bovidae* и *Equidae*). Однако и эти животные, в обычных условиях бегающие тяжелым диагональным галопом, во время прыжков через препятствия, по мнению А. О. Соломатина (1965), вновь возвращаются к латеральному галопу, что наблюдалось во время перепрыгивания кулана через куст. Аналогичную картину можно видеть и у лошадей, преодолевающих препятствие (Muybridge, 1887, pl. 75, 76, 78).

Происхождение двуногости — одна из важнейших проблем филогенетических изменений у позвоночных. У пресмыкающихся, как говорилось выше, повышение скорости наземного передвижения связано с изменением ритма локомоции в сторону рыси. Одновременно повышается толчковая роль задних конечностей и возникают рысеобразные аллюры и рыси с преобладанием задних конечностей. Такой вид движения при дальнейшем ускорении неминуемо должен привести к полному отрыву передних конечностей и к развитию симметричного двуногого бега (Суханов, 1968). У млекопитающих возникновение двуногости, вероятно, может идти разными путями.

Двуногость человека, по-видимому, связана с первичной функцией передних конечностей, не имевшей отношения к локомоторным движениям. Вероятно, предки человека, обитая на деревьях, употребляли руки для сбора плодов, изготовления гнезд (подобно современным человекообразным обезьянам). Эти первичные трудовые навыки освобождали передние конечности от локомоторной функции. При переходе на землю руки специализировались в разных трудовых процессах, а ноги совершенствовались в наземной локомоции (Неструх, 1957; Brul, 1962).

Специализация же в двуногом рикошетирующем прыжке есть совершенно обязательное следствие ускорения примитивного рикошетирующего прыжка. Ускорение примитивного рикошетирующего прыжка ведет к увеличению размеров прыжка, что может осуществляться лишь при возрастании мощности задних конечностей и увеличении заноса их в воздухе во время каждого прыжка до тех пор, пока они не начнут приземляться раньше передних. Более глубокая специализация в двуногом рикошете приводит к тому, что и при маленьких прыжках бег совершается только на задних конечностях.

Непонятно, почему Хауэлл (Howell, 1944) считал, что появление рикошета связано с бегом мелких животных по местности с большим количеством препятствий. Перепрыгивание через препятствия как раз затруднено при примитивном рикошете и, пожалуй, в еще большей степени при двуногом рикошете. Скорее следует считать, что двуногий рикошет возникает у животных, первично передвигавшихся четвероногим примитивным рикошетирующим прыжком в связи с отсутствием возможности маскировки в разреженном травяном покрове или вследствие увеличения размеров животных, делающих их заметными и в траве, что приводит к необходимости спасаться быстрым бегом. Т. е. приспособление к двуногому рикошету возникает как раз у жителей открытых пространств или у крупных животных. Мелкие зверьки в траве вырабатывают совершенно иной тип защиты от хищников. Бегая с резкими поворотами, они стремятся скрыться от преследователей, запутав их. При этом всякое перепрыгивание через траву приводило бы к демаскировке животного и, естественно, не могло быть для него выгодным. Таким образом, появление двуногого рикошета скорее связано с обитанием животных в открытых пространствах или с увеличением размеров животных.

Глава третья

БИОМЕХАНИКА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ

ФАЗЫ И ПЕРИОДЫ РАБОТЫ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРИ БЕГЕ И ПРЫЖКАХ

В характеристике аллюров для определения отдельных моментов движения животного употребляется термин «стадия» (стадия трехногой опоры, диагональной опоры, свободного полета и т. д.). Общепринятой терминологии определения моментов движения каждой конечности не имеется. Свободный перенос и опору конечностей иногда именуют «фазами» (Касьяненко, 1947), иногда «периодами» (Климов, 1937; Донской, 1958; Жуков и др., 1963, и др.). Называя для передней и задней конечностей свободный перенос и опору фазами,[1] я в каждой фазе выделяю два периода. В фазе опоры — подготовительный (передней опоры или амортизации (Жуков и др., 1963)) и разгонный (задней опоры или отталкивания) периоды, а в фазе переноса — подтягивающий (заднего шага) и установочный (переднего шага).[2] В подготовительном периоде фазы опоры происходят движения в суставах конечностей, обеспечивающие оптимальные условия работы органов движения в следующий период. В разгонном же периоде конечности передают телу толчок, обеспечивающий соответственное ускорение центра тяжести, благодаря которому происходит движение животного. В подтягивающем периоде фазы свободного переноса конечности подтягиваются вверх и вперед, а в установочном они вновь опускаются, чтобы, встав на землю, обеспечить следующую фазу опоры. Таким образом, в фазе опоры конечности служат для продвижения тела вперед, а в фазе свободного переноса подготавливаются к следующему локомоторному циклу.

При всем разнообразии аллюров и многообразии млекопитающих последовательность смены сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей в фазах опоры и свободного их переноса очень схожи. Многообразие же скоростей и типов локомоции обеспечивается частотой шагов на единицу времени, длиной сегментов конечностей, размахом сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей, а также величиной угла шага.[3]

Сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей обычно начинаются с проксимальных суставов и спускаются постепенно дистально. В подготовительном периоде фазы опоры задней конечности происходит сгибание тазобедренного[4] и коленного суставов, голеностопного и сги-

[1] Для передней конечности фаза передней опоры и переноса, а для задней — задней.

[2] Фазу свободного переноса конечности не нужно путать со стадией свободного полета всего животного, имеющей место во время некоторых аллюров при отрыве от грунта всех четырех конечностей.

[3] Угол шага образуется двумя прямыми от точки опоры к плечевому или тазобедренному суставу в начале и конце фаз передней или задней опоры.

[4] Тазобедренный сустав в цикле обычно сгибается на всем протяжении фазы переноса и разгибается на протяжении фазы опоры. Во всяком случае сгибание тазобедренного сустава в фазе опоры бывает незначительным.

бания пальцевых суставов (рис. 53, *1*). В разгонном периоде фазы опоры тазобедренный, коленный и голеностопный суставы разгибаются, а пальцевые сгибаются (*2*). В подтягивающем периоде фазы свободного перемещения конечности в самом начале в суставах конечностей продолжаются те же движения, которые имели место в разгонном периоде, но вскоре они сменяются на сгибание в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах и сгибание пальцевых суставов (*3*). В установочном периоде фазы свободного переноса разгибаются тазобедренный, коленный и голеностопный суставы и сгибаются пальцевые с тем, чтобы

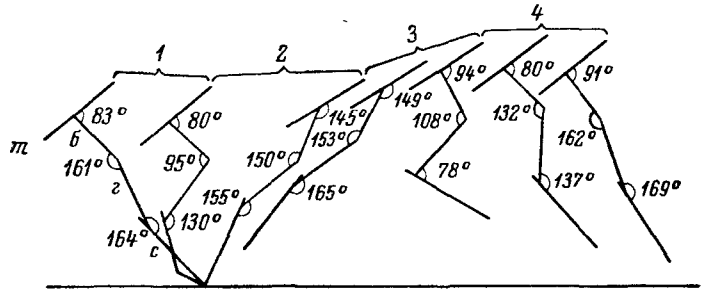


Рис. 53. Фазы и периоды работы задней конечности.

1, *2* — фаза опоры: *1* — подготовительный, *2* — разгонный периоды; *3*, *4* — фаза свободного переноса: *3* — подтягивающий, *4* — установочный периоды; *т* — таз; *б* — бедро; *г* — голень; с — стопа.

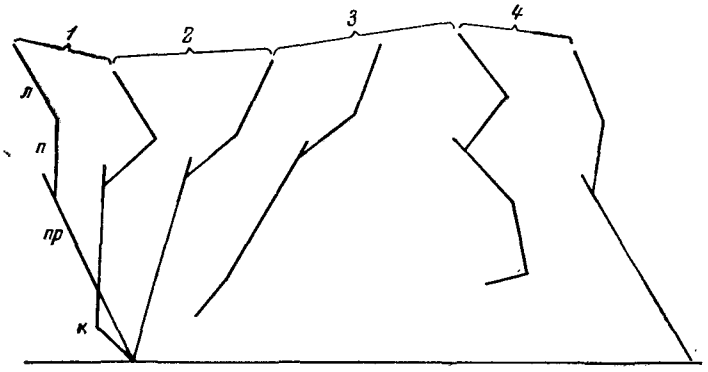


Рис. 54. Фазы и периоды работы передней конечности.

л — лопатка; *п* — плечо; *пр* — предплечье; *к* — кисть. Остальные обозначения те же, что на рис. 53.

к самому концу периода все эти движения шли бы в обратном направлении, продолжаясь в подготовительном периоде фазы опоры (*4*).

В подготовительном периоде фазы опоры передней конечности сгибаются плечевой и локтевой суставы и разгибаются пальцевые и кистевые суставы (рис. 54, *1*). В разгонном периоде разгибается локтевой и плечевой и сгибаются кистевой и пальцевые суставы (*2*). В подтягивающем периоде фазы свободного переноса вначале в суставах продолжается движение, имеющее место в разгонном периоде фазы опоры передними конечностями, а затем начинают сгибаться плечевой и локтевой и разгибаться кистевой и пальцевые суставы (*3*). В установочном периоде фазы свободного переноса конечности разгибаются плечевой и локтевой и сгибаются кистевой и пальцевые суставы, а перед началом фазы опоры начинается движение в суставах подготовительного периода фазы опоры (*4*).

Таким образом, в фазе свободного переноса передних и задних конечностей в суставах конечностей происходит трехкратное изменение сгибательных движений на разгибательные, в фазе же опоры — однократное.

Такая последовательность сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей на протяжении фаз свободного переноса и опоры имеет несомненные преимущества. Окончание в подтягивающем периоде сгибательно-разгибательных движений разгонного периода фазы опоры приводит к тому, что до самого последнего момента фазы опоры продолжается толчок, придающий ускорение телу животного. Переход в конце установочного периода на движения, характерные в подготовительный период фазы опоры, приводит к замедлению движения дистальных элементов, улучшающему условия их приземления.

Повышение скорости движения каждого животного может происходить как за счет увеличения угла шага, так и частоты шагов. Исследование бега человека показало, что с увеличением скорости на единицу времени количество шагов возрастает на 43.2%. Длина же каждого шага в это время увеличивается всего на 8.6% (Жуков и др., 1963). При этом длина каждого шага возрастает в основном за счет увеличения стадии полета, а тем самым становится очевидным, что у человека угол шага может при увеличении скорости даже уменьшаться. Увеличение скорости бега животных также ведет к удлинению каждой стадии полета и частоты шагов, поэтому и им свойственно при повышении скорости бега уменьшение угла каждого шага. Однако при очень маленьких скоростях движения угол шага тоже меньше, чем при средних скоростях. Так, например, при медленном рысеобразном шаге лошади угол каждого шага заметно меньше, чем при нормальном шаге этого животного. По всей вероятности, общей закономерностью может считаться то, что при увеличении скорости движения от самых медленных его форм вначале оно совершается за счет увеличения угла шага и повышения частоты шагов, затем продолжает увеличиваться частота шагов без увеличения угла каждого шага с тем, чтобы при дальнейшем возрастании скорости движения повышалась бы частота шагов, а угол шага уменьшался бы.

ПОНЯТИЕ ОБ ЭКОНОМИЧНОСТИ ПРЫЖКА И БЕГА

Разбирая условия повышения и уменьшения экономичности бега и прыжка [5] у млекопитающих, нетрудно заметить, что в обоих этих движениях имеется стадия свободного полета.[6] Поэтому для предварительного суждения об экономичности движения надо охарактеризовать эту основную стадию. Для большей наглядности дальнейших рассуждений принимаются следующие допущения: на всех разбираемых в этом параграфе схемах центр тяжести жестко связан с тазобедренным суставом, так что любое движение центра тяжести будет соответствовать движению тазобедренного сустава. Поэтому на всех схемах можно показывать только сегменты конечностей.

В фазе опоры сгибательно-разгибательные движения суставов конечностей обеспечивают центру тяжести животного толчок, направленный под углом α (угол вылета) к горизонтальной плоскости (рис. 55).[7] Если

---

[5] Как уже указывалось, большинство видов бега есть бег прыжками. Поэтому собственно бег будет сравниваться с прыжком с места.

[6] Скоростные наземные аллюры всех млекопитающих (быстрые рыси и иноходи, галопы и рикошетирующие прыжки) имеют стадию свободного полета. Только слоны вторично потеряли способность к аллюрам со стадией полета.

[7] Все ниже приведенные формулы и допущения в более общем виде приводятся в разных работах по биофизике (Raschevski, 1948, 1961; Bekker, 1955, и др.).

не принимать во внимание сопротивление воздуха, путь l, проходимый центром тяжести в стадии свободного полета во время (t), определяется формулой:

$$l = v_{\text{горизонт.}} \cdot t_{\text{полета}} = v \cos \alpha \cdot 2 \frac{v \sin \alpha}{g} = \frac{v^2 \sin 2\alpha}{g}, \qquad (1)$$

где v — скорость вылета, а g — ускорение земного притяжения.

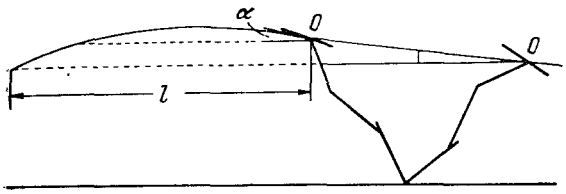


Рис. 55. Стадия полета l при угле вылета α.
O — тазобедренный сустав (подразумевается центр тяжести).

В дальнейшем изложении удобнее рассматривать отдельно два типа движения: прыжок, когда животное начинает каждый толчок из состояния покоя, и бег, когда горизонтальную составляющую скорости животного можно считать постоянной.

При прыжке скорость набирается в фазе опоры, и наиболее экономичным будет прыжок, обеспечивающий наибольшую длину прыжка при наименьших затратах работы. Работа [8] в случае толчка из состояния покоя определяется формулой:

$$A = \frac{mv^2}{2}. \qquad (2)$$

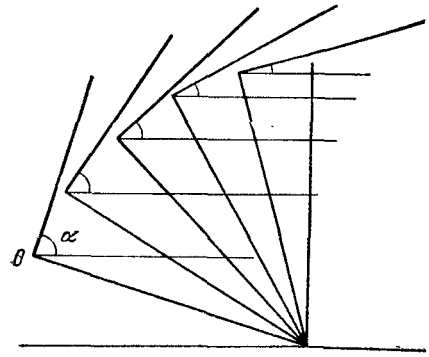


Рис. 56. Изменение направления толчка, передаваемого туловищу, через тазобедренный сустав (O) в зависимости от положения конечностей.

Объяснение в тексте.

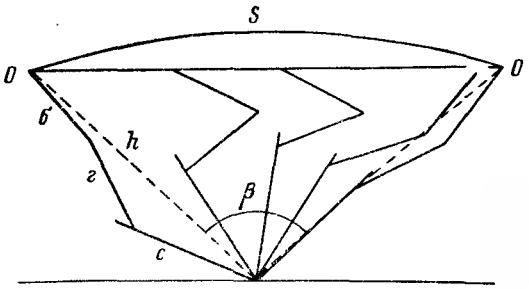


Рис. 57. Путь (S) тазобедренного сустава (O) в фазе опоры.

$б$ — бедро; $г$ — голень; $с$ — стопа; h — длина конечности; β — угол шага.

Отношение длины прыжка к работе, произведенной при отталкивании, равно:

$$\frac{l}{A} = \frac{v^2 \sin 2\alpha}{g} : \frac{mv^2}{2} = \frac{2 \sin 2\alpha}{mg}, \qquad (3)$$

---

[8] В приближении, в котором вся совершаемая работа идет на сообщение телу кинетической энергии $\frac{mv^2}{2}$. Та часть работы, которая затрачивается на поднятие центра тяжести в фазе опоры, на трение, в суставах и т. д., при этом не учитывается. При беге прыжками и в особенности при единовременных прыжках поднятие центра тяжести в фазе опоры составляет ничтожный процент по сравнению с его поднятием в стадии свободного полета. Поэтому наше допущение должно мало отразиться на расчетах сравниваемых сил. На рис. 55 l изображено в 20—25 раз меньше истинной величины.

и тем самым наиболее экономичным углом вылета будет угол 45°, при котором $\sin 2\alpha = 1$. Средняя сила, действующая в фазе опоры, обеспечивающая полет тела на расстояние l, определяется отношением произведенной работы A к пути S, пройденному толкающим концом конечности, в фазе опоры:

$$F_{ср} = \frac{A}{S}. \qquad (4)$$

Если конечность представить в виде прямой, свободный конец которой представляет собой тазобедренный сустав (по нашим условиям и центр тяжести), то при ее движении от горизонтального положения к вертикальному угол вылета постоянно меняется от 90 до 0° (рис. 56). Постоянное изменение направления толчка невыгодно, поэтому сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей по возможности обеспечивают прямолинейное движение толкающего конца конечности (головка бедра в тазобедренном суставе) примерно по хорде окружности, образованной конечностью длиной h при угле шага β (рис. 57). При этом путь S, совершаемый толкающим концом конечности, равен:

$$S = 2h \sin \beta/2, \qquad (5)$$

и средняя сила равна:

$$F_{ср.} = \frac{mv^2}{2} : 2h \sin \beta/2 = \frac{mv^2}{4h \sin \beta/2}. \qquad (4')$$

При заданной длине прыжка l скорость вылета определяется из формулы (*1*):

$$v^2 = \frac{gl}{\sin 2\alpha}$$

и сила F, которую должна развить конечность, зависит от угла вылета по формуле:

$$F_{ср.} = \frac{mgl}{4h \sin \beta/2 \cdot \sin 2\alpha}, \qquad (6)$$

т. е. она минимальна при угле вылета $\alpha = 45°$. Как показал Н. А. Бернштейн (1940), с возрастанием угла вылета уменьшается относительная эффективность его действия. До 30—32° при одинаковой скорости (v) с увеличением угла вылета резко удлиняется прыжок. Дальнейшее возрастание угла вылета связано со столь незначительным увеличением длины прыжка, что оно практически уже не имеет смысла.

Итак, и с точки зрения затрачиваемой работы, и с точки зрения развиваемых в фазе опоры сил наиболее экономичен прыжок с углом вылета, приближающимся к 45°.

Перейдем к рассмотрению условий, обеспечивающих экономичность бега.

Существенна для характеристики бега не длина совершаемых при беге прыжков, а достигаемая средняя скорость.[9] Поэтому и результат каждого прыжка во время бега должен оцениваться с точки зрения вклада, вносимого им в достижение скорости. При такой оценке полезной оказывается только горизонтальная составляющая скорости вылета ($v \cos \alpha$), а вертикальную составляющую ($v \sin \alpha$), обусловливающую неизбежные в каждом цикле поднятия и опускания центра тяжести, можно считать потерян-

[9] Конечно, в начале бега происходит какое-то общее ускорение, однако длительный бег можно считать равномерным.

ной. Та часть работы, совершаемой при толчке, которая затрачивается на эти вертикальные колебания центра тяжести, равна:

$$A_{\text{верт.}} = \frac{m\,(v \sin\alpha)^2}{2}. \qquad (7)$$

Среднюю силу можно определить, считая горизонтальную составляющую скорости при беге постоянной. В этом приближении основная часть сил, развиваемых в периоде разгона, совпадает с вертикальной составляющей этих сил. По формуле (7) работа этих сил равна

$$\frac{mv^2}{2} \sin^2\alpha,$$

а для определения самих сил надо знать вертикальную составляющую пути, совершаемого толкающим концом конечности в период разгона. Примем, что на период разгона приходится половина пути S, проходимого толкающим концом конечности в фазе опоры, так как вторая половина пути приходится на подготовительный период, в котором происходит амортизация толчков. Следовательно, интересующая нас вертикальная составляющая равна

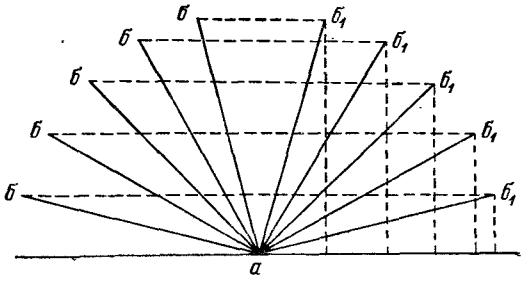


Рис. 58. Прогрессивное увеличение вертикальных колебаний центра тяжести и увеличение длины шага при равномерном увеличении угла шага ($баб_1$).

$$S_{\text{верт.}} = \frac{S}{2} \sin\alpha$$

и, в соответствии с формулой (5),

$$S_{\text{верт.}} = h \sin\beta/2 \cdot \sin\alpha. \qquad (8)$$

Отсюда

$$F_{\text{ср.}} = \frac{A_{\text{верт.}}}{S_{\text{верт.}}} = \frac{mv^2}{2} \sin^2\alpha : h \sin\beta/2 \sin\alpha = \frac{mv^2}{2h \sin\beta/2} \sin\alpha. \qquad (9)$$

Итак, полезная составляющая скорости вылета

$$v_{\text{горизонт.}} = v \cos\alpha$$

увеличивается, а потерянная часть работы толчка

$$A_{\text{верт.}} = \frac{mv^2}{2} \sin^2\alpha$$

и средние силы, развиваемые в период разгона,

$$F_{\text{ср.}} = \frac{mv^2}{2h \sin\beta/2} \sin\alpha$$

уменьшаются при уменьшении угла вылета α. Если добавить к этому, что амортизация толчков тоже связана с погашением вертикальной составляющей скорости, то выгода маленького угла вылета при беге становится очевидной.[10]

[10] В подготовительном периоде фазы опоры, как говорилось выше (стр. 61—62), движение в суставах конечностей — обратное их движению в разгонном периоде. В связи с этим инерция движущегося тела стремится согнуть суставы конечностей,

Из приведенного анализа следует, что требования к углу вылета, предъявляемые приспособлением к бегу или к отдельным прыжкам, прямо противоположны. Разные углы вылета, избираемые отдельными животными, могут быть обеспечены небольшими вариациями сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей. Во время прыжков увеличение угла вылета может быть обеспечено на протяжении фазы опоры активным подниманием центра тяжести разгибателями спины.

ВЛИЯНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ЖИВОТНОГО НА ХАРАКТЕР ПРИСПОСОБЛЕНИЙ К БЕГУ И ПРЫЖКАМ

Специализация в беге и прыжках возникает у самых разнообразных по размерам млекопитающих. Вес их тела может колебаться от нескольких граммов до нескольких тонн, а длина конечностей — от нескольких сантиметров до 3—3.5 м. При таком разнообразии животных естественно ожидать и изменений в условиях движения.

Для суждения о порядке величины сил, развиваемых в фазе опоры при одиночном прыжке животных разного размера, разберем два примера. Прыжок небольшого зверька — малоазийского тушканчика (*Allactaga williamsi*) — вес тела 200 г, длина конечностей 12 см, величина прыжка 3 м.[11] Второй пример: кавказский тур (*Capra caucasica*) — вес тела 50 кг, длина конечностей 120 см, величина прыжка 15 м. Угол шага для обоих видов равен 80°. Эти исходные данные могут служить для вычисления средней силы, развиваемой в фазе опоры. Если принять оптимальное для прыжка значение угла вылета $\alpha=45°$, то по формуле (*6*) средняя сила равна

$$F_{\text{ср.}} = \frac{mgl}{4\,h\,\sin\beta/2},$$

а относительная сила,[12] развиваемая в прыжке, равна

$$F_{\text{отн.}} = \frac{F_{\text{ср.}}}{P} = \frac{l}{4h\sin\beta/2}.$$

И мы имеем:

для тушканчика

$$F_{\text{отн.}} = \frac{3.0}{4\cdot 0.12\cdot\sin 40°} = 9.8$$

и для тура

$$F_{\text{отн.}} = \frac{15}{4\cdot 1.2\cdot\sin 40°} = 4.9.$$

Одним словом, у тушканчика сила толчка в 9.8 раз больше веса его тела, а у тура, несмотря на заметно больший по размеру прыжок, всего в 4.9 раза.

обеспечивая амортизацию толчка активным растяжением мышц (так называемое уступающее растяжение мышц). Сила амортизации: $F = \frac{mv\sin\alpha}{t}$, где t — продолжительность подготовительного периода фазы опоры. Так как угол шага (угол, образуемый конечностью, перемещающейся на протяжении всей фазы опоры) меняется с ускорением движения животного незначительно, то сила амортизации растет как за счет увеличения скорости движения, так и за счет уменьшения времени, приходящегося на подготовительный период этой фазы.

[11] При беге величина прыжка тушканчика обычно не превышает 1 м. Разбираемый одиночный прыжок уже равен 3 м.

[12] Относительной силой я называю отношение развиваемой животным силы к весу его тела.

Эти два примера свидетельствуют о том, что при специализации в прыжках относительная сила толчка уменьшается по мере увеличения размеров тела животного.

Для характеристики примерных порядков величины сил, развиваемых животными разных размеров уже при беге, а не при одиночных прыжках, возьмем три примера. Бег тонкопалого суслика со скоростью 9 м/сек. при весе тела 0.5 кг и длине конечности 15 см (величина прыжка 0.8 м); бег сайги со скоростью 20 м/сек. при весе тела 50 кг и длине конечности 70 см (величина прыжка 1.5 м); и бег косули со скоростью 14 м/сек. при весе тела 40 кг и длине конечности 1.2 м (величина прыжка 5 м). При беге угол шага β обычно меньше,чем при прыжках.[13] У сайги он равен 60°, а у тонкопалого суслика и косули — 70°. Для определения средней силы, развиваемой при беге в периоде разгона, нужно знать угол вылета. Существует мнение, что угол вылета центра тяжести при беге равен 10—20° к горизонтальной плоскости (Bekker 1955; Rashevski, 1960). Однако, зная примерные скорости и размеры последовательных скачков при беге, можно более точно судить об угле вылета. Подставляя в формулу (*1*) длину прыжка и конечную скорость фазы опоры, можно рассчитать угол вылета. Для этого перепишем формулу (*1*) в виде

$$\sin 2\alpha = gl/v^2$$

и примем v равной средней скорости бега, а длину прыжка l равной длине скачка.[14]

Тогда для наших случаев:

суслик

$$\sin 2\alpha = \frac{9.8 \cdot 0.8}{81} = 0.0968, \quad 2\alpha = 5°33', \quad \alpha = 2°46', \quad \sin\alpha = 0.049,$$

сайга

$$\sin 2\alpha = \frac{9.8 \cdot 1.5}{400} = 0.03675, \quad 2\alpha = 2°9', \quad \alpha = 1°5', \quad \sin\alpha = 0.019,$$

косуля

$$\sin 2\alpha = \frac{9.8 \cdot 5}{196} = 0.25, \quad 2\alpha = 14°30', \quad \alpha = 7°15', \quad \sin\alpha = 0.126,$$

т. е. угол вылета при беге у высокоспециализированных бегунов в соответствии с условиями экономичности бега очень мал и увеличивается только для обитательницы леса — косули.[15]

Относительные силы, развиваемые сусликом, сайгой и косулей, высчитанные по формуле (*9*), равны:

суслик

$$F_{\text{отн.}} = \frac{F_{\text{ср.}}}{P} = \frac{(9 \text{ м/сек.})^2 \sin\alpha}{2 \cdot 9.8 \text{ м/сек.}^2 \cdot 0.15M \cdot \sin 35°} = 2.35,$$

сайга

$$F_{\text{отн.}} = \frac{(20 \text{ м/сек.})^2 \sin\alpha}{2 \cdot 9.8 \text{ м/сек.}^2 \cdot 0.7 \cdot \sin 35°} = 1.11,$$

---

[13] У крупных зверей он обычно меньше, чем у мелких.

[14] Так как средняя скорость бега меньше конечной скорости вылета (v), а длина скачка несомненно больше перемещения центра тяжести тела в стадии полета (l), то мы получаем завышенные значения угла вылета.

[15] Косуля — житель лесов — постоянно встречает на своем пути препятствия, поэтому она приспосабливается к бегу с большой крутизной траектории каждого прыжка. В результате сильно увеличивается угол вылета, что приводит к заметному возрастанию относительных сил, развиваемых в фазе опоры и достигающих у косули величин, характерных для мелких зверьков.

косуля

$$F_{отн.} = \frac{(14\ м/сек.)^2 \sin \alpha}{2 \cdot 9.8\ м/сек.^2 \cdot 1.2\ м \cdot \sin 35^\circ} = 2.47.$$

Таким образом, даже при двукратной разнице в скорости бега относительная сила, развиваемая тонкопалым сусликом, значительно больше (в 2.1 раза), чем у сайги. Следовательно, приспособление к бегу, так же как и приспособление к одиночным прыжкам, ведет к тому, что мелкие животные обладают значительно большей удельной мощностью, чем крупные. Этот результат еще усугубляется тем обстоятельством, что для мелких животных гораздо большее значение, чем для крупных, имеет лобовое сопротивление воздуха. Действительно, сила сопротивления воздуха определяется по формуле

$$Q = C_x S p v^2,$$

где C_x — коэффициент лобового сопротивления, равный 0.8—1.0; S — миделево сечение, т. е. наибольшая площадь сечения животного, перпендикулярная направлению движения; p — плотность воздуха, равная 0.125 кг/см^3; v — скорость движения.

Миделево сечение для сайги равно 0.12 м^2, а для суслика — 0.01 м^2. Относительная сила лобового сопротивления, т. е. процентное отношение лобового сопротивления к весу тела, для сайги равна 12%, а для суслика — 20% и это несмотря на то, что абсолютная скорость бега сайги более чем в два раза превышает скорость бега суслика.

Из всего вышеизложенного следует, что специализация как к бегу, так и к одиночным прыжкам должна гораздо ярче проявиться у мелких зверьков, чем у крупных.

ВЛИЯНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ МЕХАНИКИ БЕГА, ПРЫЖКА И ВЕЛИЧИНЫ ЖИВОТНОГО НА ДЛИНУ ВСЕЙ КОНЕЧНОСТИ И НА РАЗМЕРЫ ОТДЕЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ

Конечности млекопитающих представляют собой многоколенчатые рычаги, обеспечивающие движение и опору туловища. Если изобразить конечность в момент ее приземления (рис. 58) как прямую *аб*, а в момент ее отрыва как $аб_1$, то величина пути от *б* к $б_1$ зависит от длины отрезка *аб* и угла шага $баб_1$. Равномерное увеличение угла шага при неизменной длине конечности *аб* вызывает увеличение пути, проходимого во время шага проксимальным концом конечности *б* на прогрессивно уменьшающиеся отрезки. При этом одновременно увеличиваются вертикальные колебания точки *б*, что в основном отражает и вертикальные колебания центра тяжести туловища (рис. 58). Сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей на протяжении фазы опоры могут обеспечить движения проксимального конца конечности по прямой (рис. 57). Однако при этом с увеличением угла шага должны возрастать сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей (рис. 59).

Представим себе, что показатели линейного ускорения проксимального конца конечностей и масса тела у двух животных с разной длиной конечности (h, h_1) будут равны. В этом случае конечная скорость фазы опоры (v) оказывается более высокой у длинноногой формы (рис. 60). Однако и момент силы, действующей на излом конечности, также возрастает пропорционально ее удлинению, что влечет за собой необходимость увеличения ее прочности.

Рассмотрим скелет задней конечности млекопитающих в покое. Если принять, что сила тяжести направлена по вертикали из тазобедренного сустава к точке опоры конечности, то момент силы на коленный и скака-

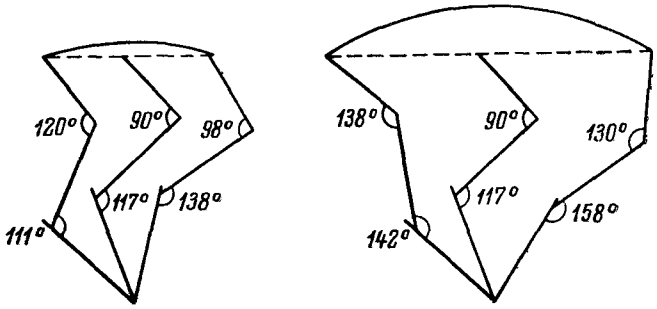


Рис. 59. Рост размаха движения в суставах конечности при горизонтальном движении и увеличении угла шага.

Объяснение в тексте.

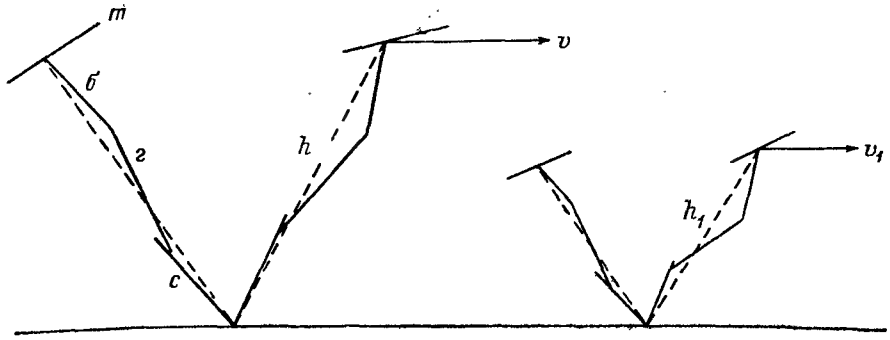


Рис. 60. Увеличение скорости вылета v в зависимости от удлинения конечностей h и h_1.

m — таз; *б* — бедро; *г* — голень; *с* — стопа.

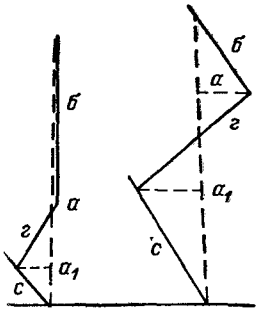


Рис. 61. Зависимость изменения моментов a и a_1 от соотношения длин сегментов конечностей.

б — бедро; *г* — голень; с — стопа.

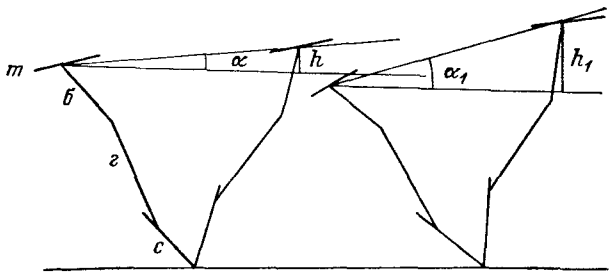


Рис. 62. Зависимость угла вылета α от разницы положения конечностей в начале и конце фазы опоры.

m — таз; *б* — бедро; *г* — голень; с — стопа; h, h_1 — высота подъема центра тяжести в фазе опоры.

тельный суставы будет равен произведению массы тела на величину перпендикуляров из этих суставов на вертикаль (рис. 61). Сокращение длины стопы и голени ведет к заметному уменьшению моментов сил (a, a_1) коленного и скакательного (голеностопного) суставов. Естественно, при очень больших увеличениях массы тела или сил, развиваемых конечностью, одним из изменений соотношений в рычагах конечностей должно стать уменьшение относительных размеров их дистальных сегментов.

Исходя из всего изложенного выше, можно сформулировать ряд положений, облегчающих понимание условий изменения длины конечностей и соотношений в размерах их сегментов, связанных с приспособлением к бегу и прыжкам.

1. При равных скоростях вылета (v), углах вылета (α) и углах шага (β) относительная сила ($F_{отн}$) уменьшается пропорционально удлинению конечностей (формулы *6* и *9*).

2. При равной длине конечности (h), скоростях вылета (v) и углах вылета (α) относительная сила ($F_{отн.}$) уменьшается пропорционально увеличению синуса половины угла шага (β) (формулы *6* и *9*).

3. При равной величине линейных ускорений проксимального конца конечностей скорость вылета (v) и момент силы, действующей на излом конечности, возрастают пропорционально ее удлинению.

4. Увеличение угла шага (β) при прочих равных условиях ведет к прогрессивному нарастанию вертикальных колебаний центра тяжести и уменьшению приращения отрезков пути, проходимого проксимальным концом конечностей, а если колебания центра тяжести сглаживаются, то возрастают сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей.

5. Сокращение длины голени и в особенности стопы приводит к уменьшению колебания моментов сил, влияющих на коленный и скакательный суставы.

Приспособление к прыжкам, начинающимся из стадии покоя, экономичнее (формула *6*) при бóльших углах вылета (α) (приближающихся к 45°). В этом случае нарастание вертикальных колебаний центра тяжести фазы опоры даже выгодно, так как оно обеспечивает увеличение угла вылета (α) (рис. 62). Приспособление же к бегу экономичнее (формула *9*) при маленьких углах вылета (α) (стремящихся к 0°). При этом нарастание вертикальных колебаний центра тяжести в фазе опоры уже имеет отрицательное значение. Отрицательная роль колебаний центра тяжести в фазе опоры особенно ощутима при увеличении массы тела животных. Естественно ожидать, что угол шага (β) при специализации к прыжкам будет увеличиваться, а к бегу — уменьшаться. Однако эти различия не могут быть особенно заметными. Объясняется это тем, что выгода увеличения угла шага связана с возрастанием пути, проходимого проксимальным концом конечности в фазе опоры, а путь при равномерном увеличении угла шага прогрессивно сокращается (постулат 4). С другой стороны, вредные увеличения колебания центра тяжести уже при углах в 50—60° нивелируются, особенно для небольших животных. Как правило, лишь очень большие увеличения массы тела или длины конечностей приводят к заметным уменьшениям угла шага, а у остальных животных он фактически колеблется в пределах от 60 до 80°.

Как указывалось выше (примеры тушканчика и тура, с одной стороны, и тонкопалого суслика, сайги и косули — с другой), приспособление к прыжкам требует заметно большей относительной силы, развиваемой в фазе опоры, чем при специализации в быстром беге как на открытых пространствах, так и, в меньшей степени, по пересеченной местности. Учитывая тот факт, что масса тела растет пропорционально кубу линейных величин, а прочность костей — квадрату, станет понятным, что уже для животных средних размеров специализация к прыжкам должна повлиять на пере-

стройку конечностей в направлении уменьшения моментов сил, влияющих на голеностопный и коленный суставы. Достигается это сокращением длины дистальных элементов (постулат 5). Такая перестройка сегментов конечностей ведет к тому, что костно-мышечная система животных, приспособленных к прыжкам, выигрывает в силе и проигрывает в расстоянии (рис. 63), а у быстро бегающих животных получается наоборот (Егоров, 1955).

Рис. 63. Конечность как рычаг. (Из: Егоров, 1955).
А — силовой; *Б* — скоростной типы.

Большое количество препятствий в кустарниковых и лесных местообитаниях приводит как к сокращению абсолютной скорости бега, так и к увеличению крутизны прыжков. Относительные силы, развиваемые в фазе опоры, и в этом случае заметно меньше, чем при единовременных прыжках (см. выше пример с косулей) и несколько больше, чем при беге в открытых пространствах. Чтобы увеличение относительной силы не оказывалось бы чрезмерным, у животных, приспособленных к обитанию в лесах, нужно ожидать по сравнению с животными, приспособленными к обитанию в открытых пространствах, как удлинения конечностей (постулат 1), так и увеличения угла шага (постулат 2). Одновременно эти относительные силы не столь велики, чтобы начиналась бы перестройка конечностей в направлении уменьшения длины дистальных элементов (постулат 5).

Если относительная длина отделов тела у ряда животных постоянна, то при абсолютном удлинении конечностей увеличивается масса тела. Сохранение линейных ускорений проксимального конца конечностей и размеров угла шага приводило бы при этом к быстрому возрастанию скорости бега, но одновременно должна была бы возрастать и прочность костей (постулат 3) и относительные силы, развиваемые в фазе опоры (формулы *6* и *9*). Поэтому при возрастании массы тела постепенно понижаются величины ускорения проксимального конца конечностей, что ведет к уменьшению относительной силы у крупных животных по сравнению с мелкими животными (подробнее — см. предыдущий раздел).

Дальнейшее увеличение массы тела должно уже отражаться также на изменении соотношений длин сегментов конечностей. Объясняется это тем, что кубическое увеличение массы тела в сравнении с линейным удлинением конечности приводит к очень значительному возрастанию абсолютных сил в фазе опоры. Поэтому возникает необходимость в уменьшении колебаний моментов сил в дистальных суставах (постулат 5).

ГРУППЫ МЫШЦ И ИХ НАГРУЗКИ В РАЗНЫХ ФАЗАХ ДВИЖЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Как указывалось выше, работа конечностей слагается из двух фаз: опоры и свободного переноса. Естественно, что конечности более нагружены в фазе опоры, так как в это время конечности обеспечивают перемещение туловища и гасят толчки и сотрясения. В фазе же свободного переноса

работа конечностей заключается лишь в развитии положительных и отрицательных ускорений дистальных наиболее облегченных звеньев.[16]

Прежде чем рассмотреть действие отдельных мышц следует разобраться в общих свойствах и принципиальных различиях работы передних и задних конечностей. В момент приземления животного на задние конечности точка их опоры расположена спереди отвеса из общего центра тяжести (рис. 64, *А*). В этот момент общий центр тяжести движется под углом вперед и вниз. Влияние движения центра тяжести приводит к сгибанию тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. Сопротивление этим сгибающим моментам придает толчок центру тяжести, обеспечивающий изменение направления его движения (амортизация толчка). Если мышцы конечностей активно не работали бы, то этот толчок от конечностей должен был бы быть направлен прямо от точки опоры к центру тяжести. Однако активное действие мышц конечностей создают пару сил. Одна из них приложена к проксимальному концу конечности и направлена вперед (рис. 64, *Р*). Вторая приложена к самой конечности и направлена назад (рис. 64, P_1). Вместе они обеспечивают давление о почву и приводят к тому, что конечности создают силу, направленную не к центру тяжести, а перед ним (рис. 64, *F*). Общее направление и сила этого толчка зависят от развития и топографии мышц, размеров самих конечностей и от соотношения положения центра тяжести и точки опоры. Пока центр тяжести расположен сзади от точки опоры, суммарное воздействие пропульсивных сил, развиваемых конечностью, силы инерции и противодействия конечности, может даже тормозить движение, одновременно меняя направление движения центра тяжести. С момента пересечения центром тяжести вертикали из точки опоры пропульсивное действие конечностей попадает в особенно благоприятные условия. Объясняется это тем, что положение точки опоры сзади центра тяжести облегчает толчок вперед.

В момент приземления животного на передние конечности, как и на задние, отвес из центра тяжести проходит сзади от точки опоры. Так что, казалось бы, их действие принципиально одинаково. Однако пропульсия передних конечностей из-за возросшего расстояния между центром тяжести и точкой опоры конечностей (рис. 64, *Б*) гораздо позже оказывается в благоприятных условиях, так как только к самому концу фазы опоры отвес из центра тяжести пересекает точку опоры передних конечностей. В связи с этим передние конечности большее время тормозят движение и имеют большее амортизационное значение, чем задние конечности, и меньшее пропульсивное значение.

Таким образом, принципиальные различия работы передних и задних конечностей, казалось бы, только количественные. Однако они приводят к глубоким последствиям. Задние конечности скорее попадают в условия, выгодные для пропульсии, а передние дольше находятся в условиях, выгодных для амортизации. Эти различия значительнее сказываются при передвижении крутыми прыжками, когда амортизация толчков становится особенно важной; если же животное движется с очень пологой траекторией, то пропульсивная роль передних и задних конечностей все более выравнивается. Эти, на первый взгляд, незначительные различия в значении конечностей имеют и другие последствия. Задние конечности, выгодно

---

[16] По Д. Д. Донскому (1958), большая сила мышц проксимальных суставов обусловливается значительными динамическими моментами концевых звеньев конечностей. Мне кажется, что значительная сила мышц проксимальных суставов возникает как приспособление к перемещению тела в фазе опоры. Развитые с этой целью мышцы используются и для больших динамических моментов концевых звеньев. Доказательством этому может служить относительное и абсолютное ослабление мышц проксимальных суставов у двуногих животных, динамические моменты концевых звеньев которых особенно велики.

передающие пропульсивный толчок, неподвижно фиксируются на позвоночнике, а передние конечности для более мягкой передачи толчка прикрепляются к позвоночнику через упругие мышечные связи.

К конечностям млекопитающих приложена пара сил (рис. 64, P, P_1). Чем ближе к проксимальному концу приложена вторая сила (направленная назад), тем больше будет выигрыш в скорости и проигрыш в силе и одновременно больше будет сила, стремящаяся изломать конечность. Поэтому с увеличением массы тела уменьшаются относительные размеры

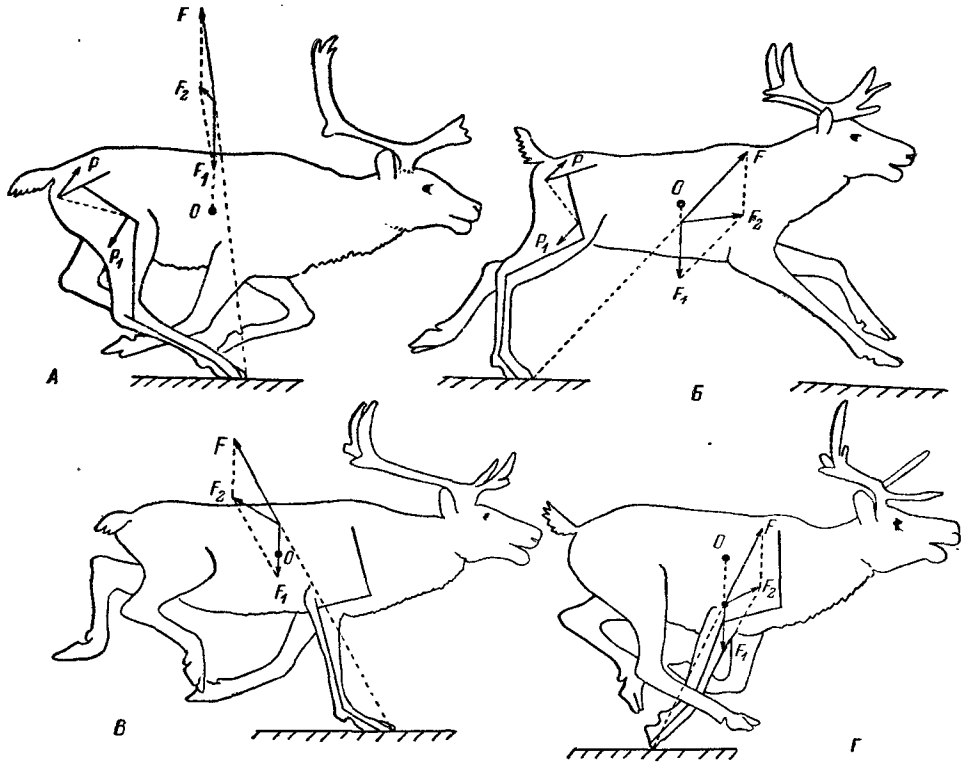


Рис. 64. Взаимодействие сил толчка конечности и тяжести животного в фазе опоры задних (*А*, *Б*) и передних (*В*, *Г*) конечностей.

О — общий центр тяжести; *F* — сила толчка конечности; F_1 — сила тяжести; F_2 — их равнодействующая; *P*, P_1 — пара сил действия мышц конечностей.

дистальных сегментов или же перемещаются дистально точки приложения сил мышц конечностей.

Парасагиттальное положение конечностей у млекопитающих приводит к тому, что как пропульсия, так и амортизация почти целиком осуществляются мышцами, действующими в плоскости, параллельной плоскости симметрии туловища, т. е. основными рабочими элементами будут разгибатели и сгибатели суставов конечностей. Поэтому при определении относительной нагрузки на отдельные мышцы и их группы нужно в первую очередь рассмотреть роль сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей в фазе опоры.

В подготовительном периоде фазы опоры задних конечностей происходит замедленное сгибание тазобедренного, коленного и голеностопного суставов, при опоре же передних конечностей — сгибание плечевого и локтевого и разгибание кистевого и пальцевых суставов. В этот период осуществляется амортизация толчков. В разгонный период происходит

ускоренное разгибание тазобедренного, коленного, плечевого, локтевого, голеностопного и сгибание кистевого и пальцевых суставов конечностей. Естественно, что в фазе опоры наиболее нагружены разгибатели тазобедренного, коленного и голеностопного суставов, осуществляющие уступающее растяжение в подготовительный период и активное сокращение в разгонный период. Соответственно в передней конечности наиболее нагружены разгибатели плечевого и локтевого и сгибатели кистевого суставов.

К разгибателям тазобедренного сустава относятся три группы мышц: ягодичная, длинная и короткая заднебедренные, из которых длинная оканчивается на голени, а короткая на бедре. В группу ягодичных мышц (рис. 65, *1*) входят ягодичные средняя и малая и грушевидная мышцы

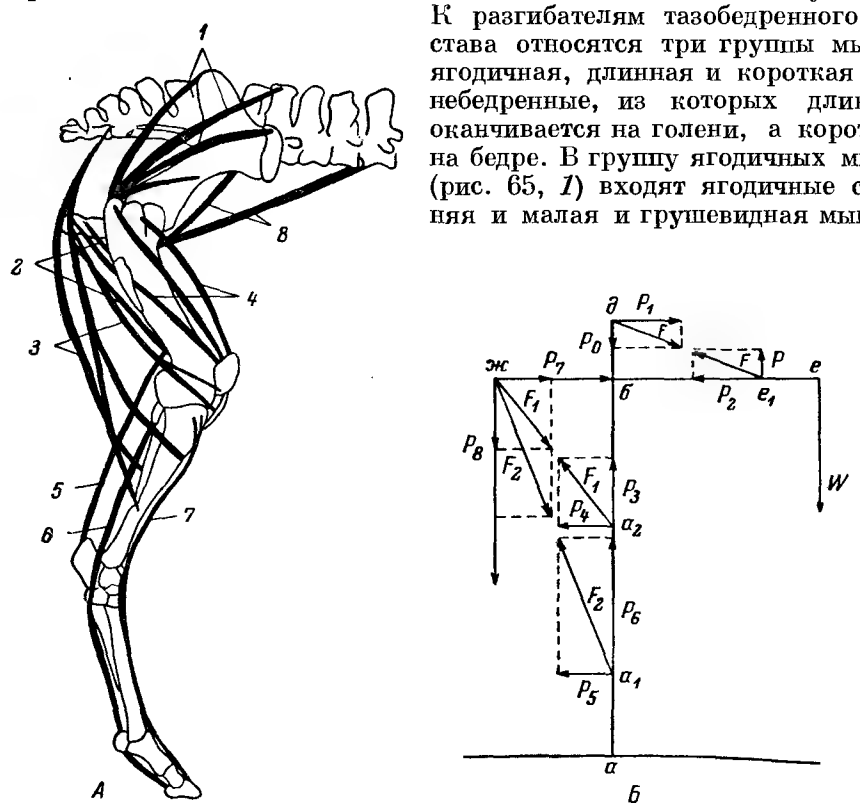


Рис. 65. Мышцы задних конечностей (*А*) и действие некоторых из них (*Б*) у млекопитающих.

1 — ягодичные; *2*, *3* — заднебедренные: *2* — короткие, *3* — длинные; *4* — разгибатели коленного сустава; *5* — икроножные; *6* — длинные сгибатели пальцев; *7* — длинные разгибатели пальцев; *8* — сгибатели тазобедренного сустава; *а—д* — бедро; *е—ж* — таз; *а*, *б* — суставы: *а* — коленный, *б* — тазобедренный; *W* — тяжесть тела; *F* — сила ягодичных мышц; F_1 и F_2 — сила коротких заднебедренных мышц; *P*, P_0, P_1, P_2 — слагающие ягодичных мышц; P_3—P_8 — слагающие коротких заднебедренных мышц; a_1, a_2, e_1 — точки приложения сил.

(m. m. gluteus medius, minimus et piriformis); что же касается поверхностной ягодичной мышцы, то она по своему положению, вероятно, должна быть отнесена к сгибателям тазобедренного сустава. В группу коротких заднебедренных мышц (рис. 65, *2*) входят: квадратная бедра (m. quadratus femoris), аддукторы бедра (m.m.adductores femoris), иногда гребешковая (m. pectineus), если ее начало простирается позади оси тазобедренного сустава. У хищников, некоторых грызунов, части копытных в эту группу входят также передняя полуперепончатая (m. semimembranosus anterior) и предполуперепончатая (m. praesemimembranosus). У некоторых грызунов и копытных в эту же группу входит также и задняя полуперепончатая мышца (m. semimembranosus posterior). В группу длинных заднебедренных мышц (рис. 65, *3*) входят: двуглавая бедра (m. biceps femoris), полусухожильная (m. semitendinosus), стройные (m. m. gracilis anterior et posterior),

m. tenuissimus, если он имеется. У большинства грызунов в эту группу входят обе полуперепончатые, а у хищников и части копытных только задняя полуперепончатая.

Разгибателями коленного сустава будут три обширные головки четырехглавой мышцы бедра (m. m. vastus lateralis, medialis et intermedius). Прямая же мышца бедра (m. rectus femoris), начинаясь на подвздошной кости, в фазе задней опоры скорее влияет на сгибание тазобедренного сустава, чем на разгибание коленного сустава.

Разгибателями голеностопного сустава будут две икроножные мышцы (m. m. gastrocnemius lateralis et medialis) и камбаловидная мышца (m. soleus). Две икроножные мышцы, кроме разгибания голеностопного сустава, одновременно влияют на сгибание коленного сустава. На разгибание голеностопного сустава одновременно со сгибанием пальцев действуют также длинные сгибатели пальцев и задняя большеберцовая мышца (m. m. fl. digitorum longus, fl. hallucis longus, tibialis posterior), а также подошвенная мышца (m. plantaris).

Основные и косвенные функции приведенных выше групп мышц позволяют разобраться в их роли. Ягодичная и короткая заднебедренные группы мышц, кроме разгибания тазобедренного сустава, действуют на разгибание коленного сустава. Принцип их действия иллюстрируется схемой (рис. 65, *Б*). На схеме изображен двублоковый механизм с закрепленной осью движения в блоке *а* (коленный сустав) и подвижной осью в блоке *б* (тазобедренный сустав). Последний, кроме собственных движений, двигается вперед и назад со всей системой при угловых движениях в блоке *а*. Если действия ягодичной группы мышц изобразить как силу F, а коротких заднебедренных мышц как F_1 и F_2, то, разлагая их на горизонтальные и вертикальные слагающие, можно представить результирующее действие. Принимая, что произведение силы тяжести W на рычаг *бе* равно сумме произведений P_8 на рычаг *бж* и P на рычаг $бе_1$, мы рассматриваем положение тазобедренного сустава в равновесном состоянии. Слагающие P_0, P_6, P_3 действуют на сжатие бедренной кости. Слагающие P_5 и P_4 параллельны и в сумме равны противоположно им направленной силе P_7. То же самое можно сказать и про P_1, P_2. Однако рычаг приложения сил для всех них разный. Для $P_5=аа_1$, для $P_4=аа_2$, для P_2 и $P_7=аб$, а для $P_1=ад$; так как произведение *ад* на P_1 больше произведения *аб* на P_2, то ягодичная мышца влияет на угловое движение системы в блоке *А* вперед. Также меньше действие P_5 и P_4, чем P_7, в связи с разными размерами вышеприведенных рычагов. В целом образующийся момент создает усилия, двигающие проксимальный конец бедра вперед, тем самым разгибая коленный сустав.

Двусуставное положение длинных заднебедренных мышц сильно осложняет расшифровку их действий. Поэтому для выяснения функций этой группы мышц целесообразнее исходить из конкретных схем движений в скелете конечностей, получаемых при врисовке скелета в последовательные кадры движения животного. Применение такого анализа позволило разобраться в причинах перестройки отдельных мышц (подробнее см. при обсуждении работы мышц у отдельных групп животных).

Икроножные мышцы тоже двусуставные. Их действие как разгибателей голеностопного сустава в фазе задней опоры возможно лишь в том случае, когда коленный сустав сгибается. Поэтому нужно ожидать, что та часть силы сокращения икроножных мышц, которая влияет на сгибание коленного сустава, должна быть меньше, чем сила его разгибания, зависящая от суммарного действия всех разгибателей коленного сустава. Этим обстоятельством вызваны разные типы начала икроножных мышц от бедра. У ряда животных икроножные мышцы начинаются на вязалиевых сесамовидных костях (рис. 66, *А*), а последние соединены связками, направленными почти параллельно оси бедра, с латеральным и медиальным надмыщелками

бедренной кости. В этом случае при разгибании коленного сустава везалиевы косточки перемещаются по надмыщелку бедра назад и его работа почти не влияет на натяжение икроножной мышцы. Естественно, что специализация в беге у этих животных должна вызвать усиление икроножных мышц (Гамбарян, 1955). У других видов (рис. 66, *Б*), хотя везалиевы косточки и имеются, но часть пучков икроножных мышц начинается прямо от бедренной кости. Это вызывает увеличение плеча приложения силы икроножной мышцы в коленном суставе. Поэтому для осуществления разгибания голеностопного сустава в этом случае разгибатели коленного сустава должны быть более мощными, чем разгибатели голеностопного сустава. В третьем случае (рис. 66, *В*) икроножные мышцы начинаются прямо от бедренной кости под углом почти в 90°. Кроме того, их начало

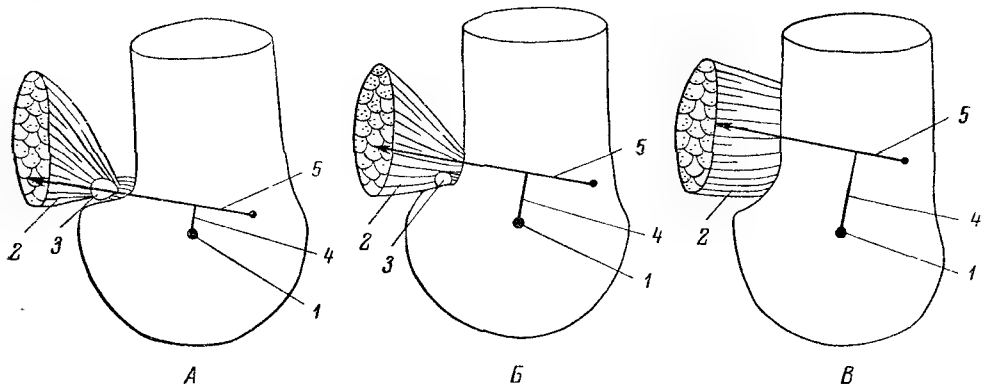


Рис. 66. Типы прикрепления икроножных мышц у млекопитающих.

А — только на везалиевой косточке; *Б* — на везалиевой косточке и губе бедра; *В* — только на губе бедра; *1* — центр движения в коленном суставе; *2* — икроножная мышца; *3* —везалиева косточка; *4* — плечо рычага приложения силы; *5* — равнодействующая m. gastrocnemius.

распространяется проксимально по бедру, увеличивая рычаг приложения сил, сгибающих коленный сустав. В этом случае силовые отношения икроножных мышц и разгибателей коленного сустава должны быть аналогичны второму случаю. Одновременно в третьем примере наблюдается наиболее выраженная автоматическая связь разгибания коленного и голеностопного суставов (Гамбарян, 1960).

Для передней конечности, кроме рассмотренных выше мышц (стр. 75), наиболее нагруженных при движениях в суставах свободной конечности, немалое значение имеют мышцы, удерживающие и проталкивающие туловище между конечностями. К ним относятся все грудные мышцы (m. m. ectopectoralis, endopectoralis (рис. 67, *1* и *2*); pectoralis abdominalis, sternoscapularis), грудная часть вентральной зубчатой (m. serratus ventralis pars thoracalis, *8*), спинная порция трапециевидной мышцы (m. spinotrapezius, *5*) и широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi, *4*).

К мышцам, разгибающим плечевой сустав, относятся собственно разгибатели плечевого сустава: предостная (m. supraspinatus, *14*), нередко и заостная (m. infraspinatus, *15*), затем мышцы плечевого пояса, влияющие на разгибание плечевого сустава: шейная часть трапециевидной (m. acromiotrapezius, *6*), плечеатлантная (m. atlantoscapularis, *10*), ромбовидная (m. rhomboideus, *7*), иногда грудинолопаточная (m. sternoscapularis, *3*), которая, кроме того, влияет на выдвижения туловища между конечностями, и шейная часть вентральной зубчатой (m. serratus ventralis pars cervicalis, *9*).

К мышцам, разгибающим локтевой сустав, также относятся две группы: собственно разгибателей локтевого сустава — трехглавая мышца плеча (m. m. anconei, *11—13*), две головки которой непосредственно разгибают локтевой сустав, а длинная головка может разгибать локтевой сустав только в случае одновременного разгибания плечевого сустава. К ним относятся также напрягатель фасции предплечья (m. dorsoepitrochlearis) и малые локтевые мышцы (m. epitrochleoanconeus medialis, и если он имеется m. epitrochleoanconeus lateralis). Из мышц, косвенно влияющих

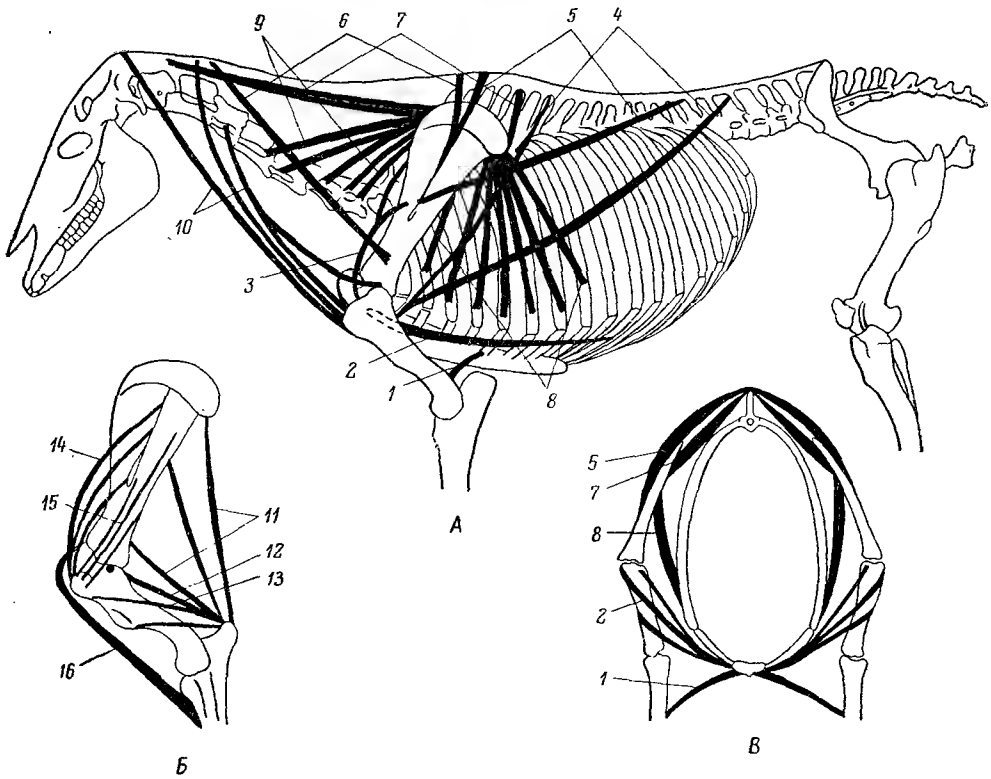


Рис. 67. Мышцы передних конечностей и плечевого пояса млекопитающих.

А — вид сбоку; *Б* — мышцы свободной конечности; *В* — фронтальный разрез в области плечевого пояса. *1* — m. ectopectoralis; *2* — m. endopectoralis; *3* — m. sternoscapularis; *4* — latissimus dorsi; *5* — m. spinotrapezius; *6* — m. acromiotrapezius; *7* — m. rhomboideus; *8*, *9* — m. serratus ventralis: *8* — pars thoracalis, *9* — pars cervicalis; *10* — m. brachiocephalicus + m. atlantoscapularis; *11*—*13* — m. anconeus: *11* — longus, *12* — medialis, *13* — lateralis; *14* — m. supraspinatus; *15* — m. infraspinatus; *16* — m. biceps brachii.

на разгибание локтевого сустава, действует комплекс плечеголовной мышцы (m. brachiocephalicus, *10*), а именно ключичные части дельтовидной (m. clavodeltoideus), ключично-сосцевидной (m. clavomastoideus), трапециевидной (m. clavotrapezius) мышц, а также срастающаяся с ними плечеатлантная мышца (m. atlantoscapularis). С другой стороны, на разгибание локтевого сустава может влиять широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi, *4*), поднимающая плечевую кость.

Сгибателями кистевого и пальцевого суставов будут все длинные сгибатели кисти и пальцев (m. palmaris longus, m. fl. carpi radialis, m. fl. carpi ulnaris, m. fl. digitorum sublimis, m. fl. digitorum profundus), а у копытных и локтевой разгибатель запястья (m. ext. carpi ulnaris).

Для работы перечисленных групп мышц в фазе передней опоры должны быть соблюдены следующие условия: сила разгибателей плечевого сустава должна превалировать над силой его сгибателей; сила мышц,

протягивающих туловище между конечностями, должна быть больше, чем мышц, тормозящих это движение. Сложность взаимоотношений мышц переднего пояса позволяет выполнять эти условия в самых разных комбинациях, поэтому разбор отдельных случаев будет проведен ниже при обсуждении изменений органов движения в каждой группе животных.

ЗНАЧЕНИЕ СТРУКТУРНЫХ ПЕРЕСТРОЕК МЫШЦ

Структура мышц довольно разнообразна, и с давних пор предпринимались попытки объяснить причины их перестройки. Особый интерес вызывало выяснение соотношения между структурой, скоростью и силой сокращения мышц. В классификации формы мышц по направлению ее волокон большинство авторов придерживаются существа схемы, предложенной в свое время Борелли (Borellus, 1710). Он предлагал делить мышцы на имеющие прямые волокна (сейчас их называют параллельноволокнистыми), с косыми волокнами (одноперистые), со сходящими волокнами (дву- и многоперистые) и дугообразными волокнами (концентрические). П. Ф. Лесгафт (1905) приводит схему действия перистой мышцы, в которой показывает причины потери части силы в такой мышце. Однако ему казалось, что преимущество, заключающееся в приобретении перистости, относится к возможному разнообразию ее действия. Так, он пишет: «Поэтому при таких мышцах (перистых, — *П. Г.*) часть силы теряется, но насколько они теряют в силе, настолько выигрывают в разнообразии деятельности» (стр. 242) и далее: «. . . физиологический поперечник таких мышц (параллельноволокнистых, — *П. Г.*) относительно мал, несмотря на то что они могут проявить довольно большую силу при небольшом напряжении» (стр. 249). В скелетных мышцах в большинстве случаев описываемое П. Ф. Лесгафтом разнообразие деятельности перистых мышц не имеет места. Объясняется это тем, что они прикрепляются к кости сухожилием, направленным к ее оси под определенным углом. В результате будет ли напрягаться часть мышцы, или вся она целиком, направление ее действия не изменится. Последователи и ученики Лесгафта, развивая его учение, трактуют значение перистой структуры мышц уже совсем по-иному. Так, в руководстве, составленном по записям лекций П. Ф. Лесгафта, читаем: «Таким образом, сила мышцы пропорциональна количеству входящих в нее волокон» (Красуская и др., 1938, стр. 17), а в следующем руководстве еще определеннее: «Если, например, сравнить мышцу с параллельно идущими волокнами и мышцу перистую, то окажется, что при одинаковом объеме перистая мышца будет сильнее, так как количество волокон ее будет больше» (Ковешникова и др., 1954, стр. 77).[17] Аналогичного мнения придерживается и ряд других исследователей (Schumacher, 1960, 1961; Жуков и др., 1963, и др.). С другой стороны, приводились и совсем иные трактовки преимуществ, вызванных перистой структурой мышц, более близкие к гипотезе П. Ф. Лесгафта. Так, А. А. Ухтомский (1952) считал, что перистость возникает как приспособление к скорости движения. Аналогичного мнения придерживались и другие исследователи (Benninghoff und Rollhäuser, 1952; Донской, 1958, и др.). Это предположение имеет и экспериментальное подтверждение (Hill, 1948, 1953). Постарались со всех сторон рассмотреть значение структурных перестроек мышц Ганс и Бок

[17] Один из авторов даже высчитывает коэффициент статичности мышцы — отношение физиологического поперечника к анатомическому (Яковлева, 1959). Однако что же подразумевается под термином «статичность», к сожалению, автор не уточняет. Если считать, что статичность совпадает с меньшей подвижностью, меньшей скоростью, то это определение еще менее совпадает с трактовкой перистости П. Ф. Лесгафта (1905).

(Gans and Bock, 1965), которые, подводя итог сравнительно-физиологическим и теоретическим исследованиям действия мышц, отмечают следующие результаты приобретения мышцами перистой структуры: увеличение количества волокон, приводящее к увеличению силы, хотя каждое волокно и теряет часть силы; лучшее размещение в ограниченных местах; разнообразие деятельности в плане, приводимом П. Ф. Лесгафтом; повышение скорости и т. д.

Хотя я в своей трактовке значения перистой структуры мышц ничего принципиально нового говорить не собираюсь, тем не менее считаю полезным в максимально простом виде истолковать значение таких структурных перестроек мышц. Для общих рассуждений прежде всего нужно ввести несколько априорных допущений. Из них первое — сила и скорость сокращения отдельного волокна перистой и параллельноволокнистой мышцы принимается равной; оно необходимо, так как, если мы хотим судить о роли изменения структуры мышцы, нужно принять, что все остальные условия ее действия должны быть равноценны. Только расшифровав действие перистой структуры, принимая это допущение, можно уже уточнять неравноценность работы самих волокон.

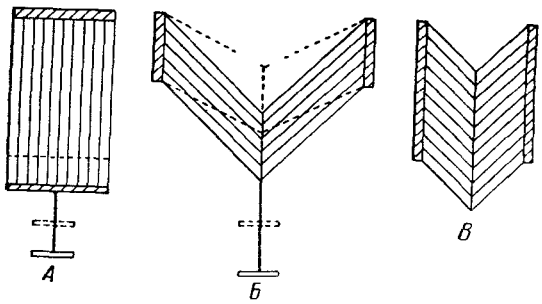


Рис. 68. Схема работы параллельноволокнистой (*А*) и перистых (*Б*, *В*) мышц.

Графически объем мышцы можно заменить площадью, а для сравнения количества волокон принять их размещение на равных расстояниях друг от друга. Изобразив прямоугольник (рис. 68, *А*) и два сходящихся параллелограмма (рис. 68, *Б*), у которых длина основания равна длине основания прямоугольника, а их суммарная площадь равна площади прямоугольника, можно отметить следующие свойства этих двух мышц: при сокращении параллельноволокнистой мышцы скорость сокращения волокон и скорость поднятия груза равны друг другу, а при сокращении перистой мышцы скорость поднятия груза пропорциональна произведению скорости сокращения волокна на секанс угла перистости (углом перистости называется угол между волокном и центральным сухожилием мышцы, т. е. в схеме между основанием и стороной параллелограмма). При этом условии мышца выигрывает в скорости и проигрывает в силе, действующей на поднятие груза. Если длину основания параллелограмма уменьшить вдвое (рис. 68, *В*), а площадь оставить неизменной, т. е. увеличить вдвое количество волокон перистой мышцы по сравнению с параллельноволокнистой, то сила перистой мышцы, пока она достигнет угла перистости в 60° (sec 60°=2), будет больше силы параллельноволокнистой мышцы, а при дальнейшем увеличении угла перистости она вновь становится меньше, чем у параллельноволокнистой мышцы.

Так как скорость сокращения волокна постоянна (что принято в условии), то уменьшение длины волокна приведет в единицу времени к меньшему абсолютному размаху сокращения, т. е. поднятие груза в перистой мышце с укороченными по сравнению с параллельноволокнистой мышцей волокнами теряет в скорости и выигрывает в силе. Таким образом, сокращение перистой мышцы (рис. 68, *В*), пока она не достигнет угла перистости в 60°, теряет по сравнению с параллельноволокнистой мышцей (рис. 68, *А*) в скорости и выигрывает в силе, а затем выигрывает в скорости и проигрывает в силе. Одновременно сокращение волокна в перистой мышце умень-

шает и возможные абсолютные перемещения рычага, к которому она прилагает силу. Так, сравнение длинноволокнистых и коротковолокнистых перистых мышц (рис. 68, *Б*, *В*) показывает, что перемещение конечного сухожилия на равные расстояния ускоряет предел ее возможного сокращения пропорционально укорочению волокон.

Потеря силы при прочих равных условиях в перистой мышце быстро нарастает по мере увеличения угла перистости (т. е. при работе мышцы). При угле перистости в 60° она двукратна, 70° — трехкратна, 80° — шестикратна и т. д. Волокно перистой мышцы фактически никогда не может сокращаться в пределах возможных сокращений единичного волокна. Иначе сила сокращения будет затрачиваться бесцельно или же приведет

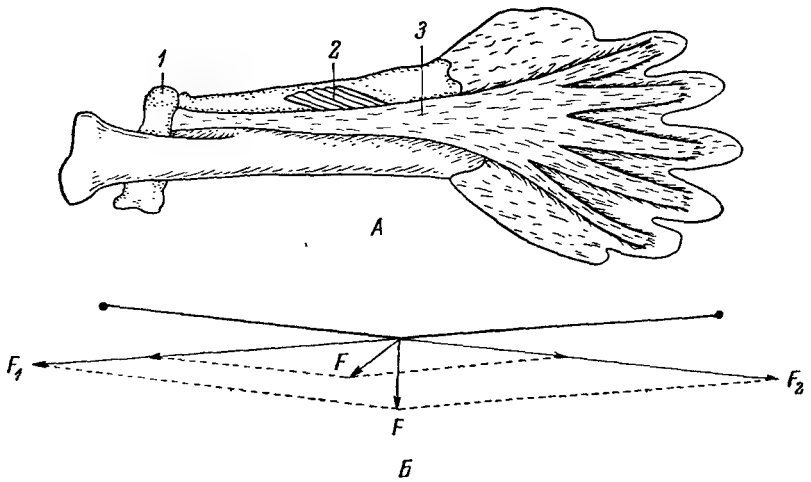


Рис. 69. Работа глубокого сгибателя пальцев крота.

А — строение глубокого сгибателя пальцев; *Б* — зависимость величин слагающих от угла прикрепления мышечных волокон к сухожилию. *1* — начало мышцы на медиальном надмыщелке плечевой кости; *2* — мышечные волокна глубокого сгибателя пальцев; *3* — окончание мышцы; *F* — сила мышечных волокон; F_1, F_2 — ее слагающие.

к нарушению целостности самой мышцы. В результате предел полезного сокращения перистой мышцы уменьшается как от увеличения угла перистости мышцы, так и от сокращения длины волокон. Поэтому возрастание физиологического поперечника при одинаковом объеме мышцы возможно только там, где перемещения конечного сухожилия не должны быть большими. Мне кажется, что разнообразие движений, возникающих в связи с асимметричной последовательностью нервных импульсов, посылаемых в отдельные части перистой мышцы, для большинства скелетных мышц ничего не дает, так как оканчиваются они единственным сухожилием, и поэтому вряд ли перистая структура могла возникать в связи с необходимостью разнообразить действие мышц. Многообразие движения обслуживается отделением совершенно самостоятельных мышц, а не перестройкой их внутренней структуры.

Одна из разновидностей работы перистых мышц — их действие по принципу растяжки (Гамбарян, 1957), когда одно сухожилие прикрепляется на двух костях, образующих сустав или систему суставов, и к этому сухожилию подходит небольшое брюшко мышцы. В этом случае при натяжении сухожилия, вызванном нагрузкой на одну из сторон сустава, автоматически увеличивается слагающая, стремящаяся вернуть кость в исходное положение (рис. 69). В нашем примере к сухожилию (*3*) прилагается сила (*F*). Если она направлена перпендикулярно сухожилию, то слагающие F_1 и F_2 будут равны. Если же косо, то одна из слагаю-

щих возрастает больше. Поэтому мышца (*2*) дает заметное натяжение на сгибание пальцев и почти не влияет на отрыв сухожилия от медиального надмыщелка плечевой кости в точке (*1*).

БИОМЕХАНИКА ПРИМИТИВНОГО РИКОШЕТИРУЮЩЕГО ПРЫЖКА И ГАЛОПА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РОЛИ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРИ ДРУГИХ АЛЛЮРАХ

Как говорилось в предыдущей главе, для наземной локомоции млекопитающих характерно освоение асимметричных прыжковых аллюров — примитивного рикошетирующего прыжка и галопа. Различия между примитивным рикошетирующим прыжком и галопом определяются типом движения задних конечностей в стадии полета, возникающей после фазы задней опоры. Во время примитивного рикошетирующего прыжка задние конечности заносятся вперед пропорционально величине прыжка. Поэтому увеличение скорости бега, а с ней и размеров прыжков неминуемо приводит к возникновению двуногого бега с полным отрывом передних конечностей. При галопе же в стадии растянутого полета перемещение задних конечностей вперед тормозится и животное всегда приземляется на передние конечности. В связи со сказанным у отдельных видов животных, использующих какой-либо из этих двух основных асимметричных аллюров, должна заметно отличаться и механика движения.

Анализ многочисленных киносъемок животных, приспособленных как к примитивному рикошетирующему прыжку, так и к галопу, позволил сформулировать ряд предположений, касающихся механики движения при галопе и примитивном рикошетирующем прыжке, которые хотелось проверить экспериментально.

Эти предположения основывались на изучении типа работы конечностей при обоих аллюрах. Во время примитивного рикошетирующего прыжка задние конечности не только обеспечивают его величину, но и в воздухе подготовляются к следующему толчку. Поэтому можно ожидать, что у животных, использующих примитивный рикошетирующий прыжок, вся локомоторная функция ложится на задние конечности, передние же только амортизируют толчок до момента приземления задних. При галопе же задние конечности начинают перемещаться вперед только после приземления передних. Поэтому последние должны не только амортизировать толчок, но и активно способствовать подтягиванию туловища, пока не будет произведено перемещение задних конечностей вперед. Активное подтягивание передних конечностей приводит к тому, что во время галопа передние конечности нередко обеспечивают вторую, перекрещенную стадию полета, которая по длине может быть больше растянутой стадии полета. Естественно, что при галопе, в противоположность рикошетирующему прыжку, локомоторная функция распределяется между передними и задними конечностями. И поэтому нужно ожидать, что дифференциация функций на пропульсивные задние и амортизационные передние конечности более выражена у животных, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, чем у приспособленных к галопу.

Сила амортизации толчков высчитывается по формуле

$$F_{\text{аморт.}} = \frac{mV \sin \alpha}{t}$$

(см. подробнее во втором разделе этой главы), т. е. она обратно пропорциональна времени, в течение которого амортизация завершается. Для обеспечения же наибольшего расстояния и скорости прыжка, пропульсивный

толчок должен производиться с наибольшими величинами линейных ускорений, т. е. наиболее эффективен при уменьшении времени толчка.

Исходя из вышесказанного, нужно ожидать, что во время примитивного рикошетирующего прыжка сила отталкивания будет большей, чем при приземлении. Обеспечение же как амортизационной, так и пропульсивной силы передними конечностями при галопе позволяет ожидать относительно бо́льших показателей силы толчка передних конечностей. Кроме того, нужно ожидать, что при увеличении скорости бега приведенная разница работы конечностей должна быть выражена особенно заметно.[18]

Для экспериментального доказательства высказанных положений были подобраны животные как типично галопирующие, так и рикошетирующие. Кроме того, ставились опыты и с сусликом, обсуждение которых будет приведено ниже при исследовании специализации в беге у беличьих. Для большей однородности исходных данных к опытам подбирались виды, примерно схожие по величине. В качестве зверьков, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, были взяты три вида песчанок: *Meriones persicus*, *M. blackleri* и *M. meridianus*. Из приспособленных к галопу хищников — *Mustela nivalis* и зайцеобразных — *Ochotona pricei*.

Правильность выдвинутых предпосылок можно было доказать, если удалось бы выработать у животных способность прыгать на заданное расстояние. К тому же эти прыжки должны были быть близкими к прыжкам, известным из наблюдений в природе, связанным с изменением скорости бега.

Исследование следов ласок и песчанок и кинокадров пищух давало представление об изменениях величин прыжков этих животных при различных скоростях бега. При спокойном беге прыжки их равны 25—30 см, а при быстром — величина прыжков увеличивается в 2—2.5 раза. Нередко отмечались и еще бо́льшие прыжки. В наших опытах исследовались обычные и увеличенные в 2 раза прыжки, как наиболее приближающиеся к условиям изменения прыжков, связанных с ускорением бега в природе (Гамбарян и Оганесян, 1970).

В приборах (описание см. выше в методике) определялась сила толчка при отталкивании и приземлении у всех названных животных при разных по размерам прыжках (табл. 3).[19] Для каждого экземпляра при всех размерах прыжков ставилось не менее 10 опытов (только силы толчков при маленьком прыжке у пищухи учитывались 6 раз).

Приведенные в табл. 3 средние данные позволяют убедиться в том, что распределение сил толчков при отталкивании и приземлении у животных, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку и галопу, происходит в разных направлениях. Если же выразить в процентах силу толчка при приземлении к силе толчка при отталкивании, то у малоазийской песчанки № 2 при маленьком прыжке она составит 139%, а большом — 146%, соответственно у № 1 — 149 и 206%. У персидской песчанки № 19 — 210 и 240%. У галопирующих же животных — наоборот: у пищухи при малом прыжке — 84%, а большом — 80%, у ласки соответственно 68 и 37%. Итак, мы видим не только противоположные соотношения в силах толчков при отталкивании и приземлении у галопирующих и рикошети-

---

[18] Импульс силы, т. е. показатель силы, умноженный на время ее действия, при отталкивании и приземлении должны быть примерно равны при всех видах специализации в беге. Однако в одном случае при большей силе импульс имеет место в меньшее время, в другом — наоборот. Здесь речь идет о максимальных показателях силы, а не об импульсах.

[19] Нельзя отождествлять «динамическую силу» толчка животного и «статическую силу» положенных грузиков. Однако нужное нам соотношение сил отталкивания к приземлению они характеризуют правильно.

Таблица 3

Относительная сила толчков при отталкивании и приземлении у галопирующих и рикошетирующих животных во время разных по размеру прыжков

Вид	Средняя величина прыжка, см	Отношение силы толчка к весу тела		Средняя величина прыжка, см	Отношение силы толчка к весу тела	
		отталкивание	приземление		отталкивание	приземление
Meriones blackleri	22	2.01	1.35	43	3.30	1.6
	25	2.52	1.82	44	4.52	3.1
M. meridianus	—	—	—	53	5.61	1.71
M. persicus	—	—	—	56	2.42	—
	29	3.1	1.48	51	2.96	1.23
Ochotona pricei	20	1.21	1.45	40	2.94	3.66
Mustela nivalis	33	1.68	4.48	60	2.24	6.06

рующих животных, но и бо́льшую выраженность этих различий при увеличении размеров прыжков.[20]

Таким образом, представления о зависимости работы передних и задних конечностей от свойственного животным асимметричного аллюра удалось подтвердить и экспериментально.

Исследование работы конечностей при разных аллюрах млекопитающих привело Губо и Баррье (1901) к мысли, что скорость движения дистального конца конечности по отношению к скорости движения туловища сильно меняется. Этим они отчасти хотели объяснить экономичность движения при некоторых аллюрах. Например, конечность по сравнению с туловищем при рыси перемещается только в 2 раза быстрее, а при шаге в 3 раза и т. д. Понятие о ритме конечностей позволяет во всех случаях точно сопоставить скорости движения туловища и перемещения дистальных концов конечностей. Чем больше время опоры по отношению ко времени свободного переноса конечностей, тем больше скорость движения кисти и стопы по отношению к скорости движения туловища. Так, при самом медленном шаге скорость движения копыта лошади семикратна, к этому следует добавить скорость движения туловища. Таким образом, копыта движутся в 8 раз быстрее, чем само животное. При медленной иноходи и рысеобразном шаге скорость движения копыт только трехкратна плюс скорость движения туловища — следовательно, четырехкратна. При медленной рыси и иноходи, а также нормальном шаге скорость движения копыта превалирует над скоростью движения туловища в 2.66 раз, а при быстром шаге — в 1.6 раза и т. д.

Таким образом, получая при анализе киносъемок опорный график какого-либо аллюра и имея среднюю скорость движения животного, можно всегда высчитать соотношение скоростей движения животного и дистальных

[20] Во всех наших опытах совершался один прыжок, последующие и предыдущие прыжки по размерам оказывались меньше экспериментального. В природе переход на движение с большой скоростью сопровождается изменением величины серии прыжков. Тем самым нужно подчеркнуть, что полной идентификации механики бега в условиях эксперимента и при ускорении бега в природе, конечно, быть не может. Однако можно считать весьма вероятным, что характер полученных данных все же отражает различия механики бега во время примитивного рикошета и галопа. Это тем более вероятно, что в некоторых случаях прыжок совершался с разгона, а характер показателей не менялся.

сегментов его конечностей. Немалое значение имеют такие расчеты также и для вычисления ускорения дистальных сегментов конечностей, которое, вполне вероятно, наряду с другими факторами ответственно за сохранение многосуставных конечностей. Дело в том, что при больших угловых ускорениях какого-либо тела оно должно разрушаться в его частном центре тяжести. Исследования же В. Я. Бровара (1960) показали, что суставы конечностей располагаются в частных центрах тяжести. Так, он проводил распилы на отчлененной от туловища конечности в зоне ее центра тяжести. Эти распилы приходились на локтевой сустав передней конечности и коленный задней. Центры тяжести полученных таким способом дистальных частей конечности приходились сначала на кистевой и голеностопный суставы, а при дальнейших распилах — на плюсне-пальцевые, кисте-пальцевые и пальцевые суставы. В результате имеющие наибольшее ускорение дистальные сегменты конечностей в первую очередь стремятся сломать конечность в области пальцевых суставов, но вместо излома происходит сгибание или разгибание этих суставов. Затем, когда достигается наибольшее напряжение в пределах этого сустава, конечность становится жесткой до кистевого или голеностопного сустава, в котором располагается частный центр тяжести всей дистальной части конечности. При достижении максимума напряжения уже и в этих суставах излом должен приходиться на коленный или локтевой суставы, где лежит следующий частный центр тяжести. Поэтому вместо излома конечностей происходят соответственные нагрузкам сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей, обеспечивающие не только их подготовку к следующей фазе опоры, но и дающие возможность при минимальных затратах строительного материала добиваться необходимой прочности всей конструкции в целом.

Указанная выше зависимость скорости движения дистальных звеньев конечностей и туловища, кроме того, характеризует известный факт (Howell, 1944; Суханов, 1968), что с ускорением движения время фазы опоры прогрессивно уменьшается, а фаза переноса или не сокращается, или уменьшается незначительно. Объясняется это тем, что в фазе переноса относительно слабые мышцы должны растянуть мощные мышечные группы, работающие в фазе опоры.

Глава четвертая

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К БЕГУ У КОПЫТНЫХ

МЕХАНИКА БЕГА

Филогенез непарно- и парнокопытных [1] — одна из наиболее изученных страниц летописи класса млекопитающих. Тем не менее вопросы о положении этих отрядов в системе, о взаимосвязях с другими отрядами и о непосредственных предках этих групп все еще окончательно не разрешены. Мало известно и о первичном образе жизни этих групп животных. Однако очень вероятно, что в обеих группах независимо развивается копытохождение как приспособление к быстрому бегу, при котором конечности узко специализируются в локомоторной функции. Эта специализация приводит к уменьшению разнообразия возможных движений, характерных для более древних млекопитающих, и к образованию дополнительного сегмента, удлиняющего конечность (отрыв кисти и стопы от земли и их удлинение).

Предки копытных, по всей вероятности, были первично лесными животными (Ковалевский, 1874, 1875; Simpson, 1951; Габуния, 1956; Трофимов, 1956, и др.). Заросли кустарникового подроста, сильное нагромождение обломков деревьев и ветвей создавали всевозможные препятствия, затруднявшие бег этих животных. Возможно, что у предков копытных, еще мало приспособленных к бегу, как и у первичных млекопитающих, скоростным аллюром был примитивный рикошетирующий прыжок, во время которого задние конечности заносились вперед пропорционально величине прыжка. В момент перепрыгивания через препятствие при этом аллюре задние конечности оказывались под телом животного (рис. 50), что затрудняло прыжок. Поэтому приспособление к бегу в лесных местообитаниях вело к торможению заноса задних конечностей вперед вплоть до приземления на передние конечности (рис. 50), а тем самым возникал новый асимметричный аллюр — галоп, который и стал в результате скоростным асимметричным аллюром всех современных копытных (латеральный, диагональный, тяжелый, легкий и т. д.).

Дальнейшее усовершенствование копыт с редукцией боковых лучей, уменьшением площади опоры, вероятно, возникает в связи с приспособлением к бегу на открытых пространствах (степи, пустыни и т. д.), где особенно необходима была специализация в быстром беге. Эта специализация обеспечивалась не только упрощением конечностей, но и прогрессом всей организации копытных. В результате копытные вторично смогли осваивать разные местообитания, имея уже крайне редуцированную стопу и кисть (сохранение одного или двух лучей из пяти). Многократное освоение разных местообитаний могло происходить в каждой группе своими путями, поэтому исследование механики движения и изучение особенностей строе-

---

[1] Большое сходство путей специализации в беге парно- и непарнокопытных оправдывает объединение исследований механики их движения и приспособительных особенностей в строении костно-мышечной системы в одной главе.

ния скелета и мышц могут служить основой для расшифровки путей приспособления к разным формам бега в этих группах млекопитающих.

В моем распоряжении для исследования форм бега у копытных имелся далеко неравноценный фактический материал. Поэтому приводимые ниже направления приспособления к бегу, естественно, не претендуют на полноту. Однако, мне кажется вероятным, что основные направления специализации к наземной локомоции этих групп млекопитающих они все же охватывают.

Механика бега непарнокопытных

У непарнокопытных мне удалось исследовать рапидкиносъемки бега трех видов семейства лошадей: домашней лошади (*Equus caballus*), зебры (*E. quagga chapmani*), кулана (*E. hemionus onager*), а из семейства тапиров — американского тапира (*Tapirus americanus*).

Анализ рыси и галопа тапира (рис. 70, 71), рыси кулана (рис. 72), рыси и галопа лошади (рис. 73, 74) в первом приближении позволяет судить о филогенетическом направлении изменений механики бега непарнокопытных. Объясняется это тем, что тапиры — реликтовые обитатели лесных и тростниковых зарослей, по всей вероятности, бегают так, как бегали предки лошадей, жившие в лесных зарослях.

Рассматривая работу конечностей в двух фазах — опоры и переноса, можно видеть, что в фазе опоры при быстрой рыси у тапира угол голеностопного сустава меняется от 87 до 158°,[2] у кулана — от 106 до 123°, а у лошади — от 125 до 147°, т. е. если сравнить размах движения в этом суставе у тапира и у представителей семейства лошадей, обращает на себя внимание, что у лошадей в фазе опоры сильно сокращается общий размах движения в голеностопном суставе — от 70° у тапира до 20—25° у лошади. Кроме того, сравнение минимальных показателей углов голеностопного сустава свидетельствует о прогрессивном выпрямлении его в этом ряду непарнокопытных (87° у тапира, 106° у кулана и 125° у лошади). В фазе свободного переноса конечностей сгибательно-разгибательные движения в голеностопном суставе у тапира достигают 110°, а у лошади и кулана не превышают 70°. Размах движения в коленном суставе и в особенности в тазобедренном по кинокадрам измерить значительно труднее, так как положение бедренной кости, составляющей одну из сторон угла, определяется приблизительно. Положение таза и тазобедренного сустава также определяется приблизительно, что еще больше затрудняет точность измерения углов. Поэтому недостоверные различия в размахе движения в коленном суставе в фазе опоры опускаются. В фазе свободного переноса конечностей сгибательно-разгибательные движения в коленном суставе у тапира приближенно равны 80—85°, а у кулана и лошади — 30—60°. Размах сгибательно-разгибательных движений в тазобедренном суставе у тапира примерно равен в фазе опоры 60°, а у лошади и кулана — всего 10—15°, в фазе же свободного переноса у тапира — 65—70°, а у однокопытных — 20—25°. Сравнивая галоп тапира и лошади (рис. 71 и 74), можно отметить некоторое уменьшение различий размаха движения в суставах задней конечности, так как у лошади они увеличиваются по сравнению с рысью, а у тапира уменьшаются. Тем не менее общий характер различий как при рыси, так и при галопе сохраняется приблизительно таким же, т. е. у тапира наблюдается заметно больший размах сгибательно-разгибательных движений в суставах задних конечностей, чем у лошадей и куланов. Разница в размахе движения в суставах передней конечности определяется несколько труднее, чем для суставов задней конечности. Однако

[2] Для каждой фазы приводятся минимальные и максимальные показатели углов в суставах, а не показатели в момент приземления и в момент отрыва.

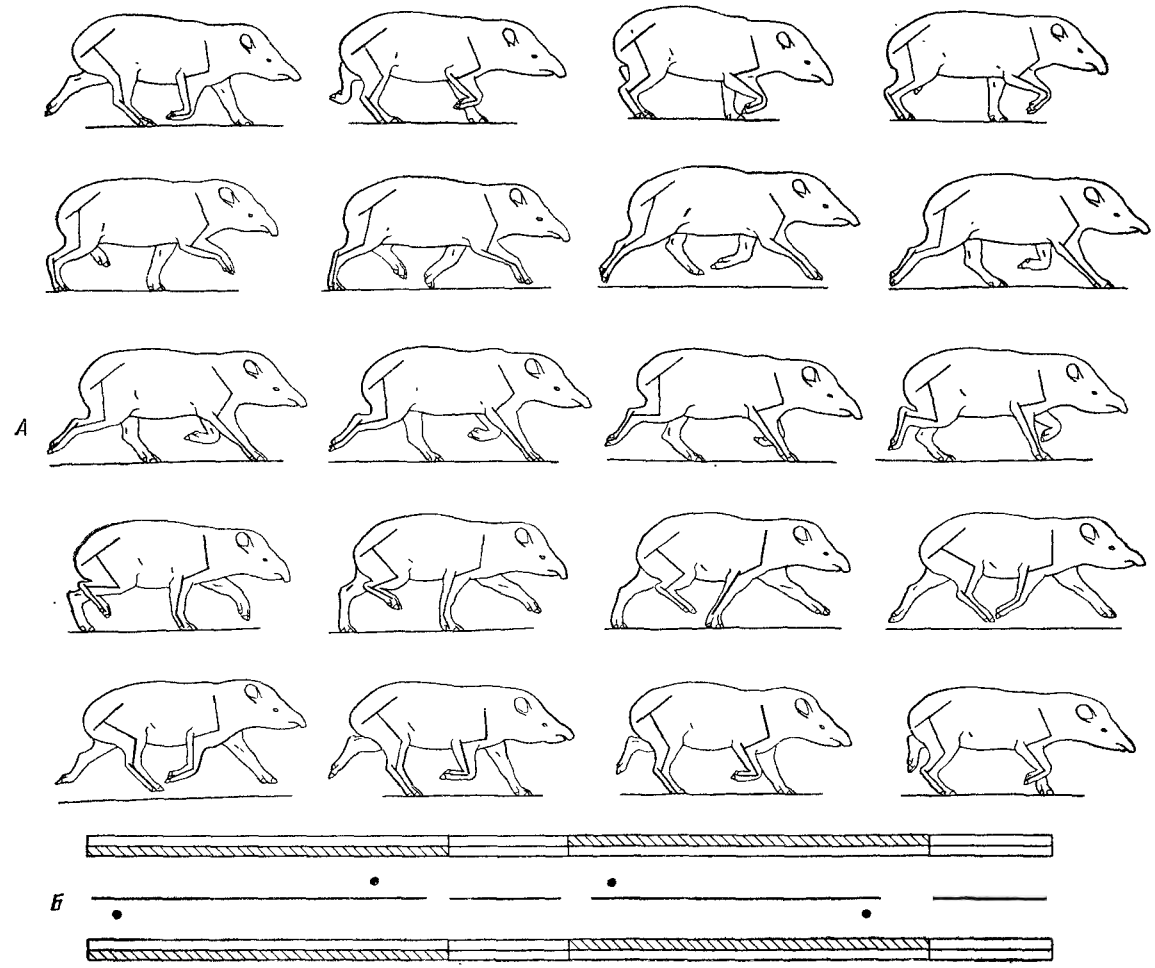


Рис. 70. Движение скелета конечностей тапира (*Tapirus americanus*) при рыси (*А*) и ее опорный график (*Б*).

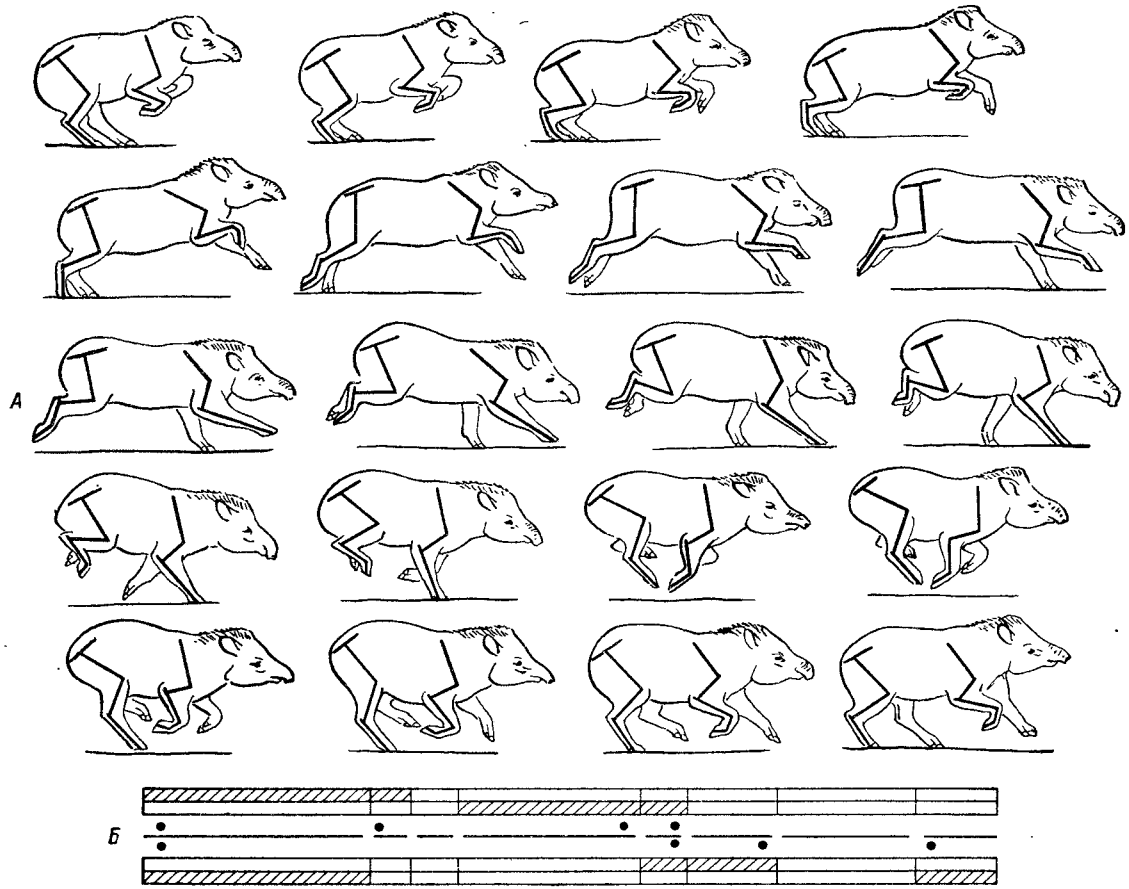


Рис. 71. Движения скелета конечностей тапира при легком латеральном галопе (*А*) и его опорный график (*Б*).

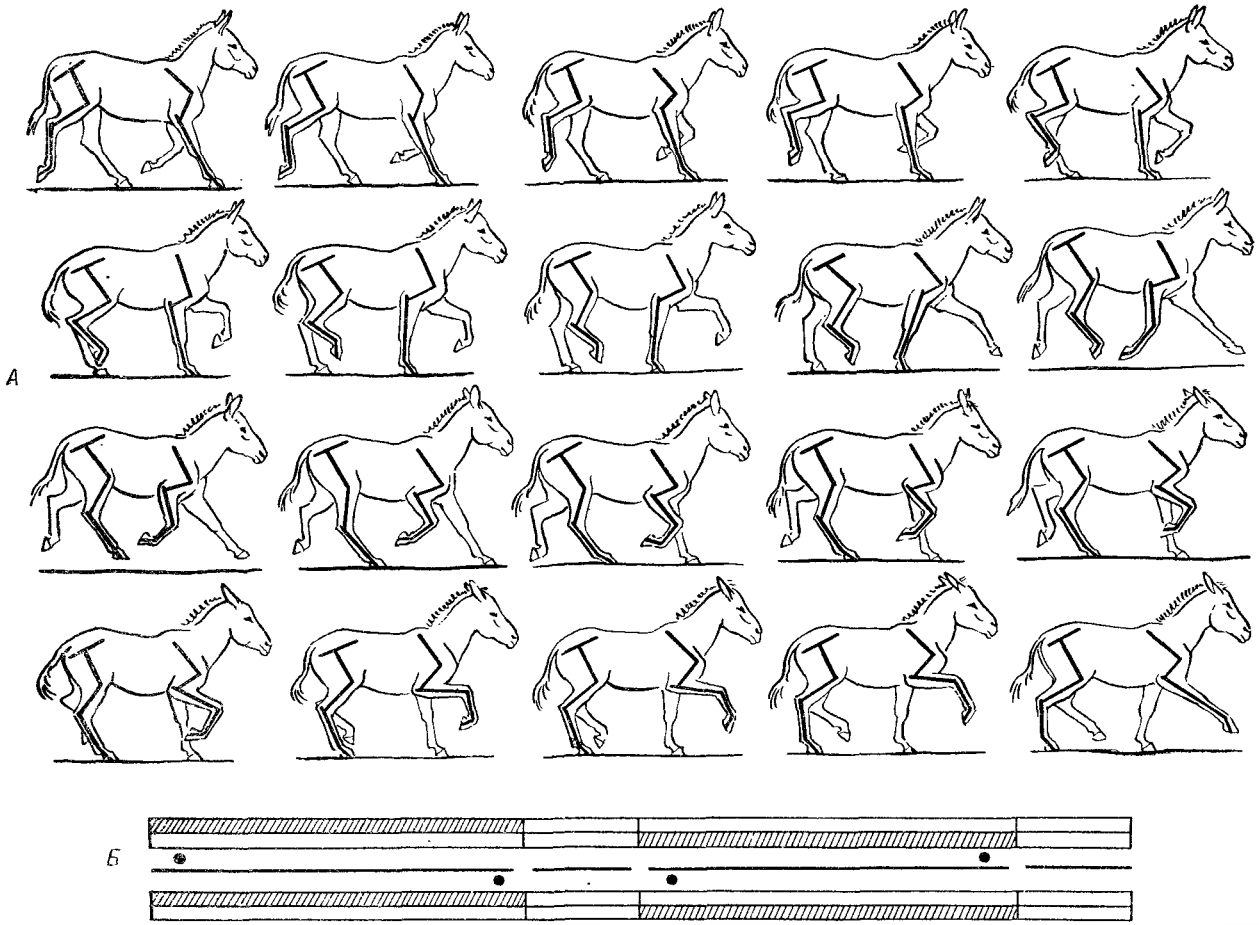


Рис. 72. Движение скелета конечностей кулана (*Equus hemionus*) при быстрой рыси (*А*) и ее опорный график (*Б*).

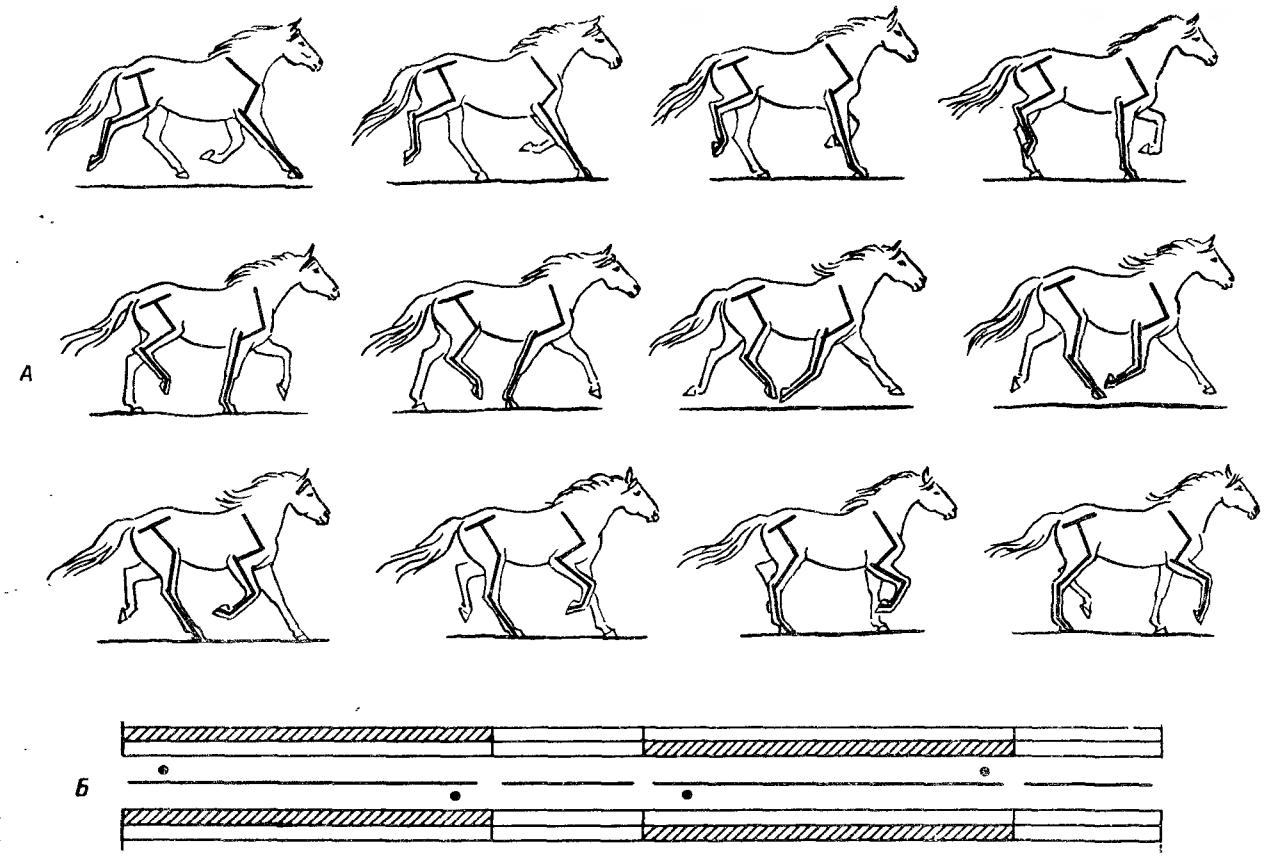


Рис. 73. Движение скелета конечностей лошади при быстрой рыси (*А*) и ее опорный график (*Б*).

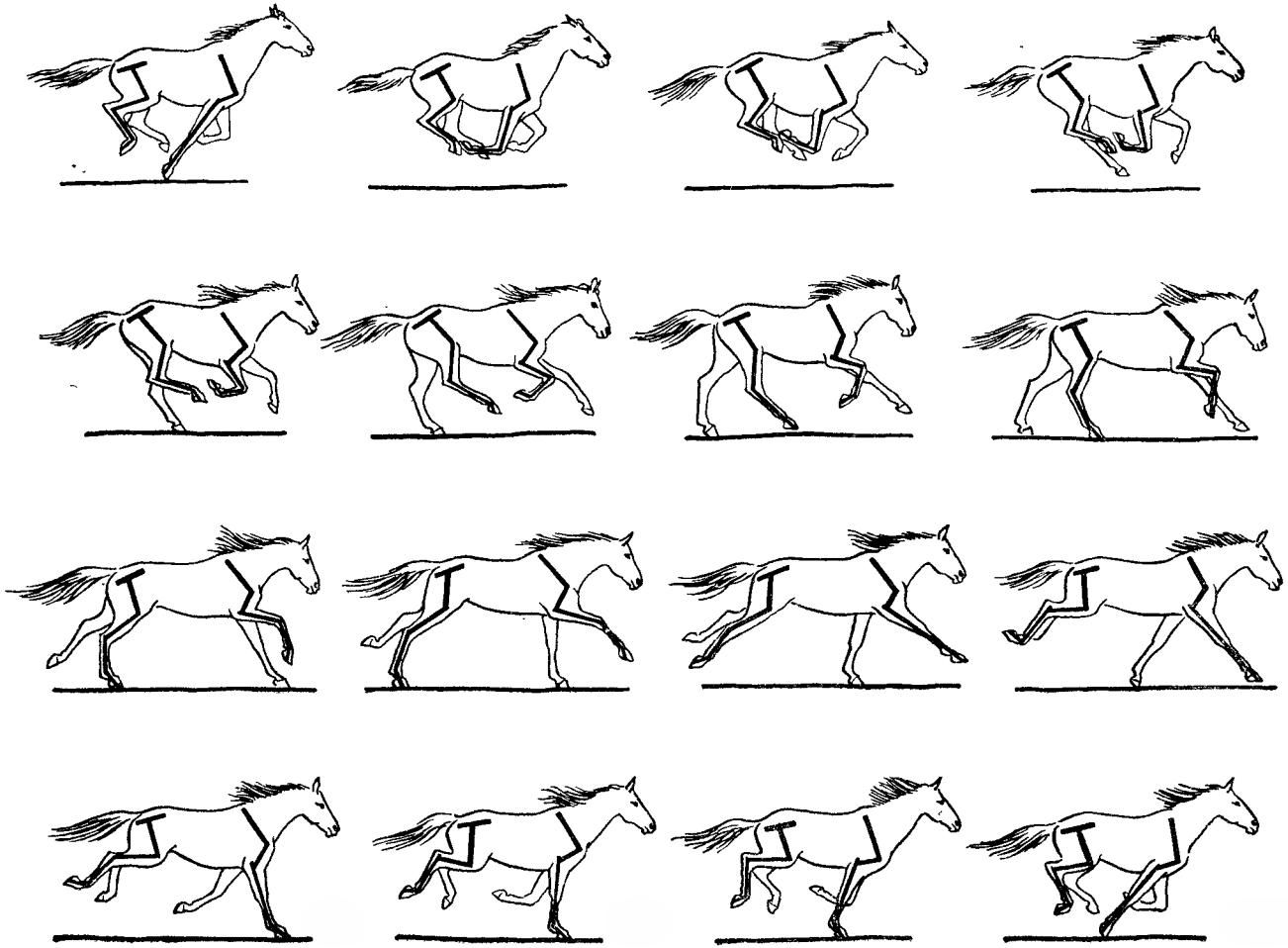


Рис. 74. Движение скелета конечностей лошади при тяжелом диагональном галопе.

сравнение рисунков галопа и рыси этих животных (рис. 70—74) показывает, что и для них можно отметить те же различия, т. е. у лошадей по сравнению с тапиром сокращается размах движения в суставах также и передних конечностей.

Кроме различий в сгибательно-разгибательных движениях, в суставах конечностей у тапиров по сравнению с лошадьми при галопе наблюдаются заметно более выраженные вертикальные колебания центра тяжести. При экспериментальном прогоне тапира и пони [3] на круговом манеже Ереванского зоопарка оказалось, что у пони вертикальные перемещения холки по отношению к земле не достигали 6% высоты ее в холке, а у тапира были не менее 14%.

Сравнивая рысь и галоп тапира, можно отметить, что при галопе вертикальные перемещения центра тяжести у него заметно больше, чем при рыси. У лошадиных же наоборот. Доказывается это и анализом киносъемок, и анализом следов. Так, при анализе следов выяснено, что при самой быстрой рыси у кулана свободный полет достигает 150 см и даже 175 см, а при галопе — 150—165 см, т. е. фактически свободный полет кулана при галопе не превышает таковой при рыси. Вычисления скорости бега по анализу кинокадров показали, что при самой быстрой рыси скорость бега кулана не превышает 45 км/час, а при галопе достигает даже 80 км/час. Высчитывая угол вылета по формуле (*1*), можно определить и примерные абсолютные вертикальные перемещения центра тяжести в стадии полета при галопе и рыси по формуле:

$$Y = \frac{V^2 \sin^2 \alpha}{2g},$$

где Y — высота перемещения центра тяжести. Получаем, что у кулана при рыси абсолютные вертикальные перемещения центра тяжести превышают 2.3 см, а при галопе не достигают 0.7 см, т. е. разница между ними более чем трехкратная.

Кроме приспособления к быстроте бега, для однокопытных по сравнению с тапирами характерно приспособление к большей выносливости. К сожалению, непосредственных опытов по исследованию выносливости тапиров не имеется. О выносливости же однокопытных можно судить по рекордам длительности и протяженности бега домашних лошадей и по наблюдениям за куланами в природе. Так, при поимке месячного куланенка его гнали на девяти подставных лошадях и смогли загнать только на 120-м км (Колмаков и Васильев, 1936). Наблюдения весной 1962 г. за косяком куланов также показывают исключительную выносливость куланов. Приведу запись одного из наблюдений. 6 мая 1962 г. за четыре часа косячный жеребец восемь раз отгонял пришлых самцов. Все восемь раз, для того чтобы выгнать соперника, ему приходилось обегать весь косяк, состоящий из 147—149 самок с молодняком. Два раза бег вокруг косяка длился более 10 мин. Скорость бега во время преследования приближалась к 80 км/час (рассчитана при анализе коносъемок). Кроме того, за этот же период жеребец шесть раз гонял кобыл и сделал четыре садки. Один раз ему удалось догнать пришлого самца и он дрался с ним в течение 3—4 мин. В продолжение этих четырех часов на отдых и пастьбу жеребец затратил не более 7—8 мин. Таким образом, косячный жеребец фактически не имеет ни минуты покоя. Такой бурный режим он выдерживает в течение нескольких суток, затем обычно у него отбивают часть косяка или менее утомленный соперник занимает его место (Соломатин, 1964, 1965).

Подводя итоги сравнительной механики бега тапиров и представителей

[3] Выбор пал при опытах на пони, так как по высоте она ближе всего подходит к тапирам (у тапира высота в холке 120 см, а у пони — 115 см). Скорость бега пони при этом достигала 45 км/час, а тапира — всего 35 км/час.

семейства лошадей при разных аллюрах, можно отметить следующее. Обитание в лесных зарослях, богатых многочисленными препятствиями в виде веток и поваленных стволов деревьев, кустов и др., приводило к тому, что тапиры при медленном движении рысью приспосабливались к максимальным подтягиваниям конечностей при минимальных перемещениях центра тяжести. При галопе тапиры перепрыгивают через препятствия, высоко поднимая центр тяжести и не столь сильно подтягивая конечности. Поэтому у тапиров при рыси наблюдаются большие размахи движения в суставах конечностей и меньшие перемещения центра тяжести, чем при галопе. У представителей семейства лошадей препятствия при беге встречаются в виде исключения, и поэтому увеличение размаха движения в суставах конечностей производится для повышения скорости движения, т. е. при галопе. Одновременно высокие скорости движения требуют максимальной экономичности, которая достигается путем резкого сокращения вертикальных колебаний центра тяжести во время галопа. При рыси же вертикальные перемещения центра тяжести облегчают перенос конечностей через неровности почвы. Меньшие скорости бега, достигающиеся при рыси, не предъявляют таких повышенных требований к уменьшению вертикальных перемещений центра тяжести, и они как в абсолютных, так и в относительных показателях становятся заметно бо́льшими.

Приведенные различия бега характеризуют два основных направления специализации непарнокопытных в наземной локомоции. Форма бега, свойственная тапирам, именуется «таранной», а однокопытным — «скоростной». Обе эти формы бега появляются также у парнокопытных. Так, таранная форма бега вырабатывается у свиней.[4] Обитание тапиров и свиней в густых зарослях наложило отпечаток не только на тип сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей, но и на весь облик животного, которое на бегу должно раздвигать густой кустарник головой. Для таких животных характерны: глубоко посаженные глаза, прикрытые гребешком, углубленные в складку уши, «суженный» тип экстерьера.

Механика бега парнокопытных

В отличие от непарнокопытных, число видов и родов которых в современной мировой фауне весьма ограничено, разнообразие современных парнокопытных очень велико. Естественно, что и разнообразие путей специализации в беге у них тоже значительно большее, чем у непарнокопытных. Филогенетические изменения парнокопытных, как и непарнокопытных, связаны с прогрессивным усовершенствованием локомоторной функции конечностей. На всех этапах специализации в беге появлялись группы, связанные с разными местообитаниями: лесными, скальными и открытыми пространствами. На открытых пространствах бег был единственным способом спасения от хищников, поэтому в таких местообитаниях вырабатывался быстрый и выносливый тип бега (скоростной тип бега), аналогичный таковому непарнокопытных. В лесу и на скалах точно рассчитанные прыжки и резкие повороты нередко имеют бо́льшее значение, чем скорость бега. Поэтому освоение скальных, лесных и кустарниковых местообитаний первично, а нередко, вероятно, и вторично, вело к уменьшению скорости бега.

Строгая приуроченность к какому-либо из указанных местообитаний предъявляет определенные требования к механике бега. Однако, по всей вероятности, пути приспособления даже к идентичным условиям могут быть совершенно несходными. Кроме того, открытые пространства, лес,

[4] Свиньи, кроме того, специализируются в рытье (Гамбарян, 1960), что затрудняет выяснение связи механики их движения при беге с типом изменения костно-мышечных механизмов. Это послужило одной из причин того, что в данной работе свиньи не рассматриваются.

скалы бывают очень разными по типу. Так, к открытым пространствам относятся некоторые типы тундры, степи, полупустыни и пустыни. Естественно, что механика движения в тундрах, где более восьми месяцев лежит снег, должна отличаться от таковой в степях. К тому же следует учесть, что и типы тундр весьма неоднородны. Трудно сравнивать условия бега и в пустынях, как например бег в песках с бегом на такырах, или в каменистых пустынях и т. д. Однако все это разнообразие вариантов открытых пространств сглаживается основным требованием к механике бега — приспособлением к быстроте и выносливости, как единственному способу спасения от хищников.

Разнообразны и лесные местообитания. Высокоствольный редкий лес дает возможность развивать довольно большие скорости бега, а густая поросль, кустарники резко ее замедляют. Наличие многочисленных стволов поваленных деревьев и ветвей в лесу превращает бег животного в «бег с препятствиями». Таким образом, требования к механике движения копытных, приуроченных к лесным местообитаниям, очень различны. Возможность скрыться от хищника в лесу заметно больше, чем в открытых местообитаниях. Стремительно перебежав от одного густо заросшего участка к другому, животное скрывается от взглядов преследователей. Поэтому если для лесных местообитаний приспособление к скорости еще сохраняет свое значение, то выносливость приобретает второстепенное значение.

Скальные местообитания тоже весьма разнообразны. Сильно изрезанные ущельями отроги гор с выходами скал приводят к необходимости перепрыгивать со скалы на скалу, преодолевая большие расстояния. Один такой удачный прыжок может сделать бессмысленным для хищника дальнейшее преследование копытного. В скалах скоростной бег может оказаться просто опасным, каждый прыжок производится с места, с точным расчетом расстояния. Поэтому приспособление к скальным местообитаниям ведет к уменьшению скорости бега. Требования к выносливости в этом случае тоже сильно уменьшены, и взамен этого животные становятся способными осуществить большие, точно рассчитанные прыжки.

Факторы, влияющие на изменения механики движения, не могут быть ограничены только выбором местообитаний. Разная масса тела (от 1 кг до нескольких тонн), особенности типа питания могут иметь очень большое значение для изменения механики движения. Как наиболее яркий пример влияния одного из этих факторов можно привести тип питания жирафы. Добывание листвы с кроны деревьев приводит к заметному удлинению конечностей жирафы. Удлинение конечностей в свою очередь ведет к изменению условий механики движения хотя бы потому, что при одинаковых углах шага более длинные конечности в фазе опоры приводят к увеличению диапазона вертикальных перемещений центра тяжести (рис. 75).

Немалое значение, вероятно, имеет и предшествующая история группы, благодаря которой пути изменения механики движения могут отличаться даже при идентичных направлениях специализации.

Анализ разных направлений механики движения особенно затруднен в связи с отсутствием специальных опытов и разнородностью исходного фактического материала. Тем не менее различия в механике бега крайних вариантов столь велики, что достаточно четко дифференцируются. Для установления критериев разных типов механики движения в первую очередь следует рассмотреть выносливость и вертикальные колебания центра тяжести. О различиях в выносливости можно судить по серии наблюдений над животными, приспособленными к одному из местообитаний (скалы, леса и открытые пространства). Из представителей парнокопытных, приспособленных к обитанию в открытых пространствах, мне пришлось наблюдать сайгаков (*Saiga tatarica*) и северных оленей (*Rangifer tarandus*).

Группа сайгаков при преследовании их на мотоцикле со скоростью 40 км/час бежала без отдыха и без видимых признаков утомления в течение нескольких часов. Когда из группы выгнали на такыр трехлетнего самца и гоняли его со скоростью 75—80 км/час, он выдержал такое преследование в течение 15—16 мин., после чего упал в полном изнеможении. По С. С. Соколову (1951), со скоростью 80 км/час сайга бежала 15 мин.

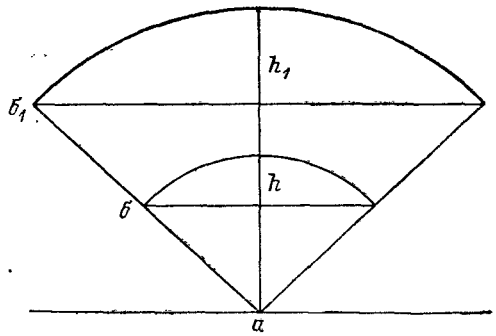


Рис. 75. Зависимость абсолютных вертикальных перемещений центра тяжести (h и h_1) от длины конечностей ($аб$ и $аб_1$) при одинаковом угле шага.

Спугнутые выстрелом северные олени (семь самцов от трех до восьми лет) преследовались лайкой в течение 35—40 мин., и все это время они бежали галопом со скоростью не менее 60 км/час.

При преследовании же на вертолете двух 6—7-летних безоаровых козлов удалось установить, что они развивают скорости не более 45—46 км/час и при такой скорости бега уже на 5—6-й минуте падают в полном изнеможении. Бежали эти козы по хорошо вытоптанной тропе с небольшим уклоном (около 5—6°) вниз.

При учетах с вертолета копытных Хосровского заповедника один самец пятнистого оленя 5—6-летнего возраста отделился от стада и пробежал вдоль склона около 6 км за 6 мин. Пробегал олень через несколько участков леса и ряд опушек, по краям которых имелись заросли кустарников. Через кусты даже 1.8 м высотой олень легко препрыгивал. В конце пути олень забился в кусты, свалился на живот и, понурив голову, тяжело дышал. Как видно из этих наблюдений, по скорости бега и выносливости на первом месте стоят жители открытых пространств — сайга и северный олень. У лесного жителя — пятнистого оленя — скорость бега мало усту-

Таблица 4

Характеристика типов следа и углов вылета некоторых копытных при галопе и рыси

Вид	Средняя длина части шага в % к его длине *				Абсолютная длина шага при галопе, м	Скорость при галопе, км/час	Угол вылета при галопе	Абсолютная длина шага при рыси,** м	Скорость при рыси, км/час	Угол вылета при рыси
	задний шаг	растянутый полет	передний шаг	перекрещенный полет						
Cervus nippon . .	8	65	13	13	6.0	55	5°	3.5	35	3°30′
Capreolus capreolus	5	74	11	10	6.5	55	6°	3.5	35	3°30′
Rangifer tarandus	16	40	24	20	4.3	65	1°30′	5.0	40	6°
Saiga tatarica . .	15	37	16	31	4.0	80	0°50′	4.5	40	5°8′
Gazella subgutturosa	18	49	14	18	5.0	65	2°10′	4.0	40	4°30′

* Задний шаг равен расстоянию между следами задних конечностей, растянутый полет — от следа задней до следа передней конечности, перекрещенный полет — от следа передней до следа задней конечности, передний шаг — между следами передних конечностей (мерить по направлению хода зверя).

** Свободный полет при быстрой рыси примерно равен половине полного шага.

пает жителям открытых пространств, но по выносливости они не могут быть сравнимы (15 мин. при скорости 80 км/час и 6 мин. при скорости 60 км/час — показатели очень разной выносливости). Аналогичные данные по скоростям бега получены и для косули. Жители скальных местообитаний как в скорости, так и в выносливости уступают обеим выше-

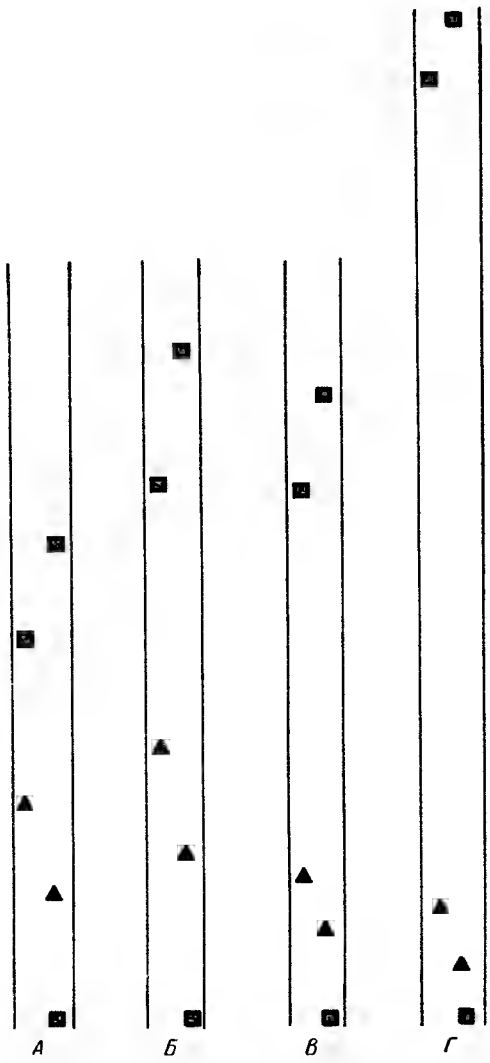


Рис. 76. Следовые дорожки копытных при разных скоростях бега.

А — сходная следовая дорожка сайги, джейрана, муфлона при небольшой скорости бега (30—40 км/час); *Б* — следы сайги (*Saiga tatarica*), 70 км/час; *В* — следы джейрана (*Gazella subgutturosa*), 65 км/час; *Г* — следы муфлона (*Ovis orientalis*), 60—65 км/час. *Треугольники* — задние конечности; *квадратики* — передние конечности.

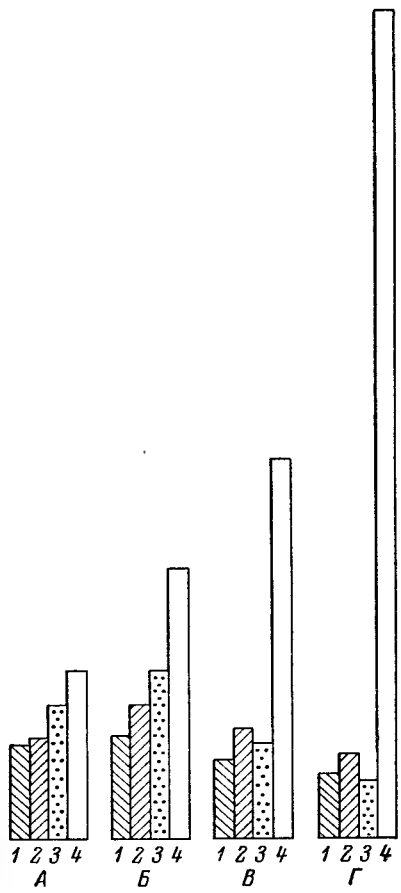


Рис. 77. Диаграмма изменений величины отдельных частей шага в зависимости от скорости бега копытных.

А — медленный галоп копытных; *Б*, *В*, *Г* — бег с наибольшими скоростями: *Б* — сайга (70 км/час), *В* — джейран (65 км/час); *Г* — муфлон (60 км/час); *1* — задний шаг; *2* — передний шаг; *3* — перекрещенный полет; *4* — растянутый полет.

приведенным группам (5—6 мин. при скорости 45—46 км/час). Наблюдения за джейраном показали, что по своей выносливости они приближаются к сайгакам. Максимальные скорости их бега вряд ли превышают 65 км/час (по С. С. Соколову — 60 км/час), и при этой скорости длина каждого цикла бега у них больше, чем у сайгаков (табл. 4).

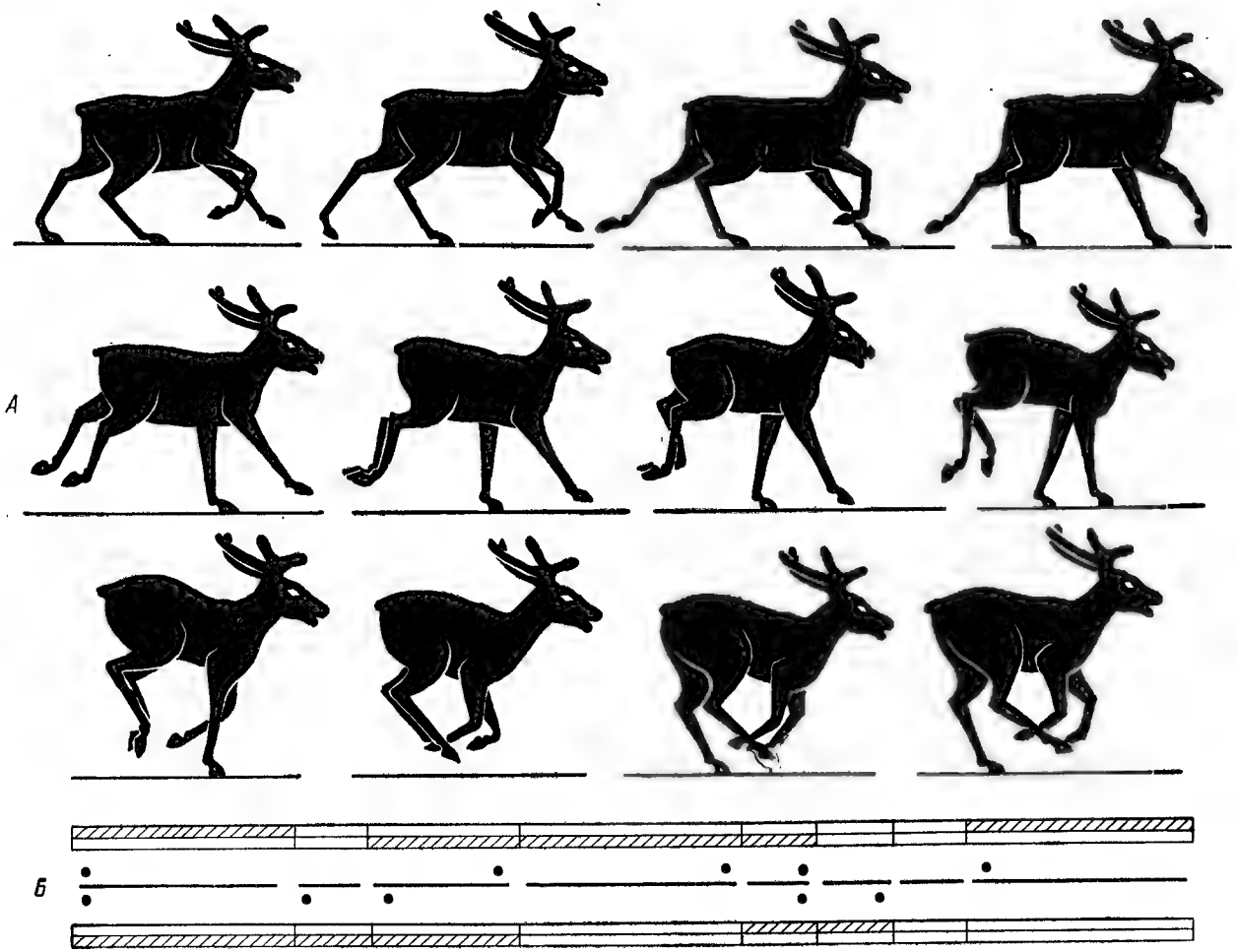


Рис. 78. Тяжелый диагональный галоп северного оленя (*Rangifer tarandus*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

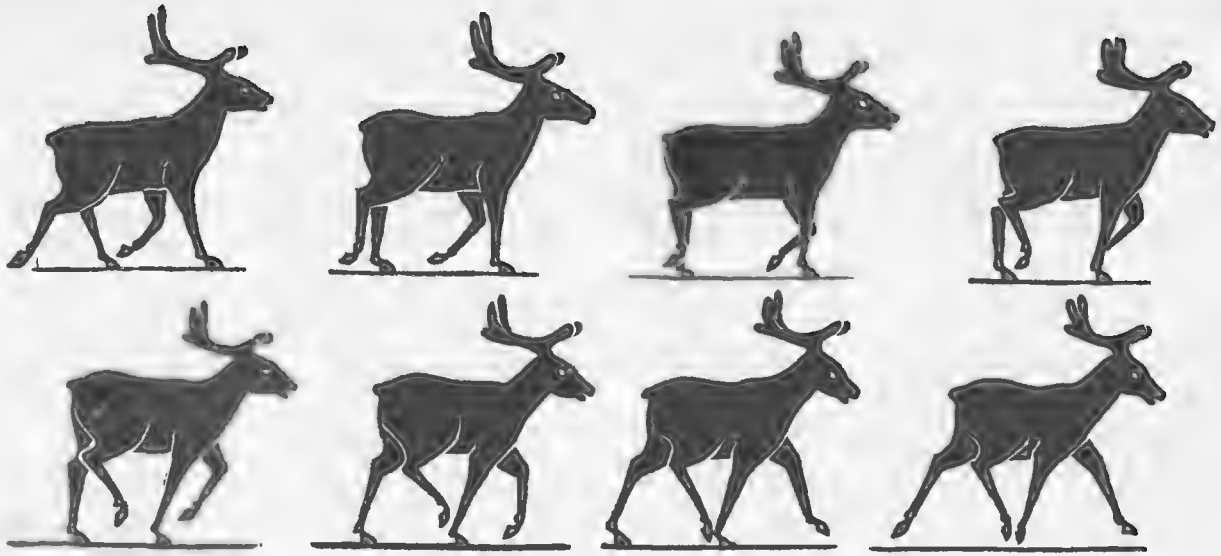


Рис. 79. Рысь северного оленя.

Рис. 80. Группа северных оленей, бегущих тяжелым латеральным галопом. Фото автора.

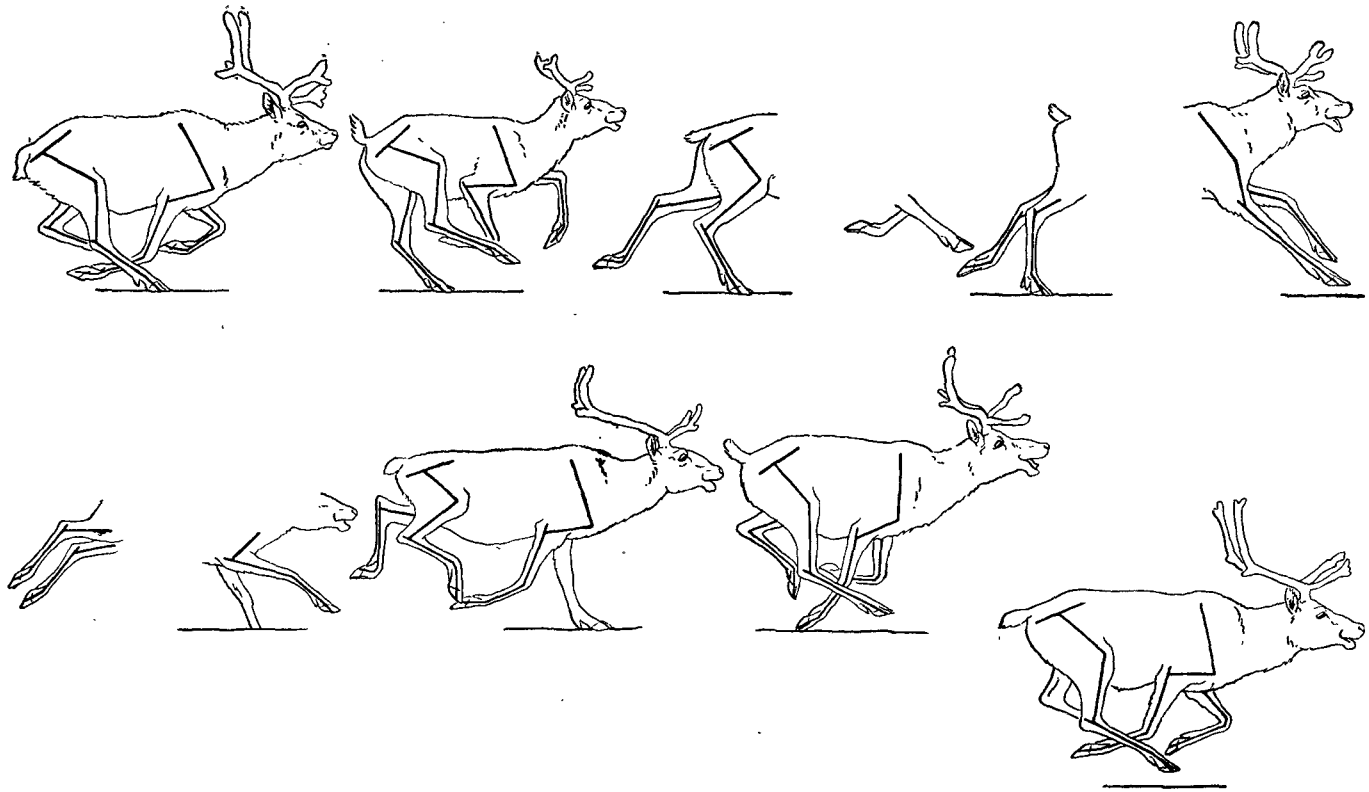


Рис. 81. Движение скелета конечностей северного оленя во время тяжелого латерального галопа (по фото рис. 80).

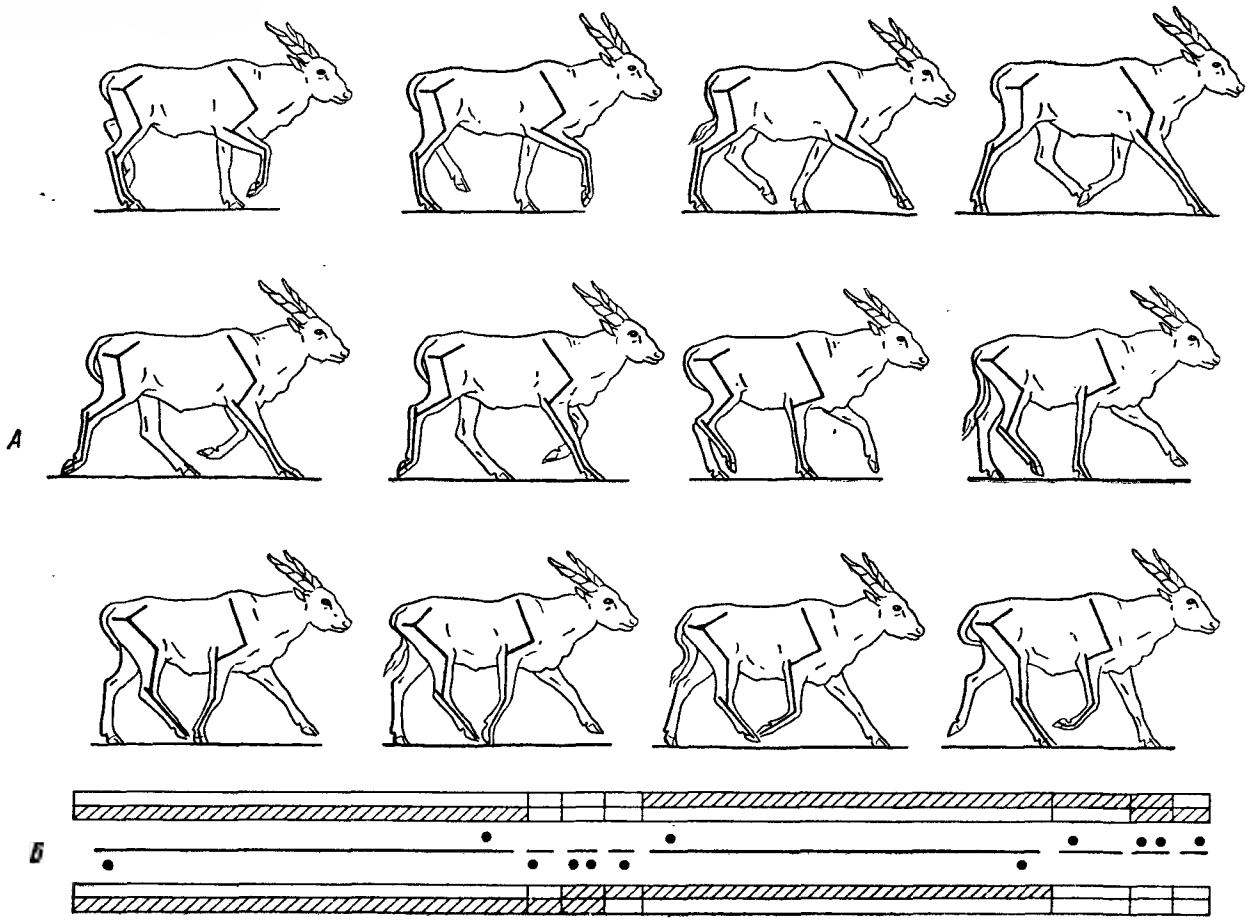


Рис. 82. Движение скелета конечностей канны (*Taurotragus oryx*) во время рысеобразного шага (*А*) и его опорный график (*Б*). (По: Muybridge, 1887).

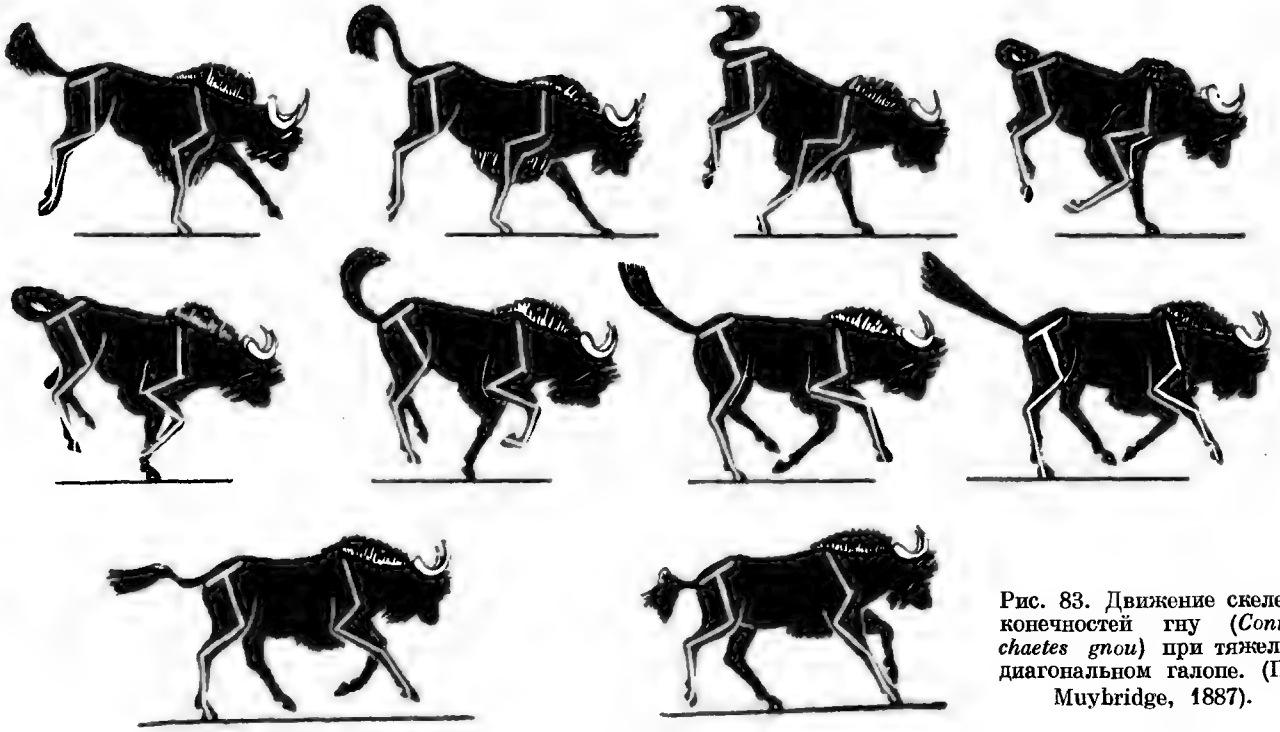


Рис. 83. Движение скелета конечностей гну (*Connochaetes gnou*) при тяжелом диагональном галопе. (По: Muybridge, 1887).

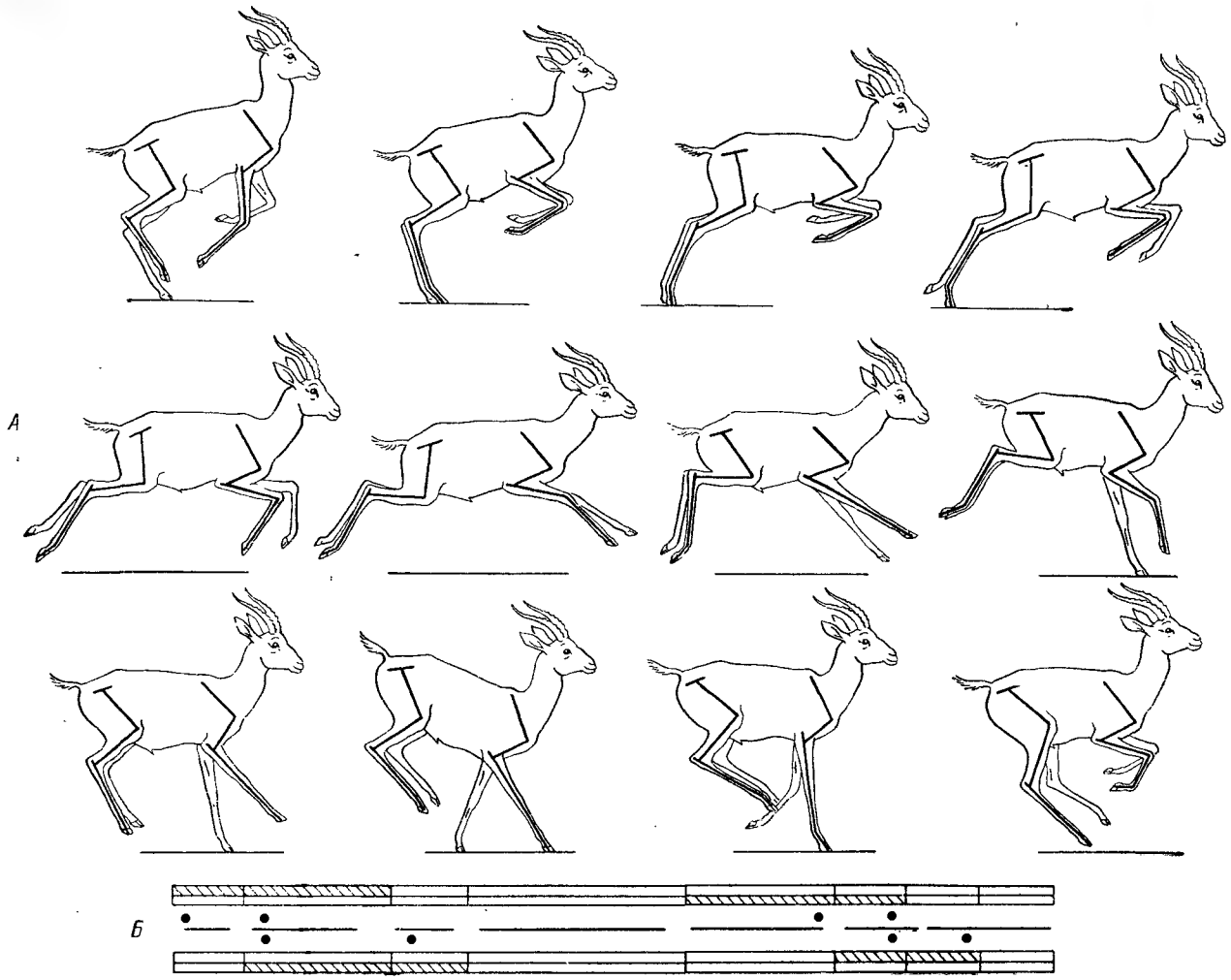


Рис. 84. Движение скелета конечностей джейрана (*Gazella subgutturosa*) при легком диагональном галопе (*А*) и его опорный график (*Б*).

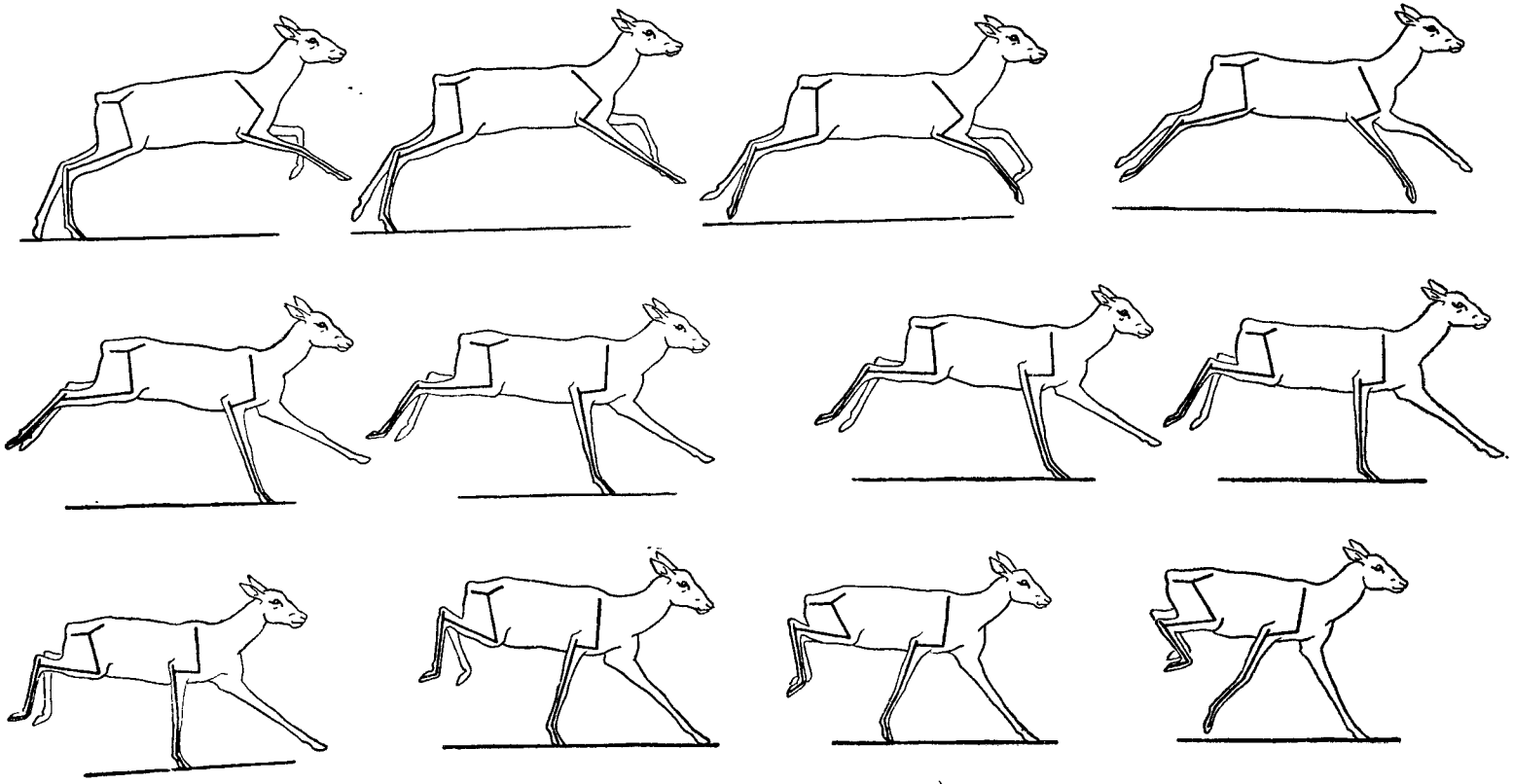


Рис. 85. Движение скелета конечностей косули (*Capreolus capreolus*) при легком латеральном галопе.

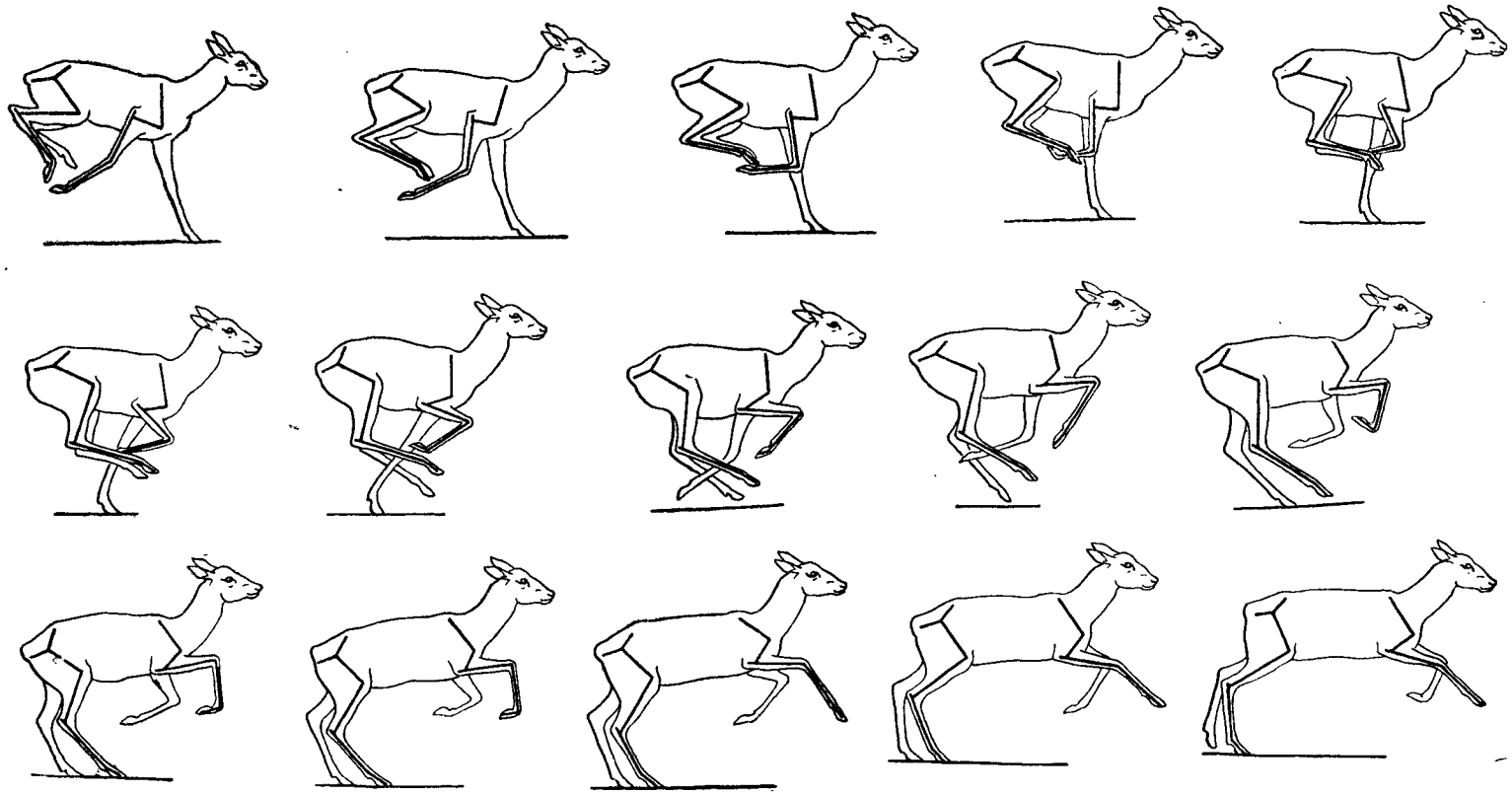


Рис. 85 (*продолжение*).

Интересно отметить, что различия в механике движения, а следовательно, и в следах наиболее четко проявляются при максимальных скоростях бега. Так оказалось, что во время латерального галопа со скоростью 45 км/час у сайги (скоростной бег), муфлона (типичный прыжково-скоростной бег) и джейрана (прыжково-скоростной бег, тяготеющий к скоростному) следовая дорожка мало различима (рис. 76, *А*; рис. 77, *А*). При этой скорости у всех них передний и задний шаг небольшой, а растянутый полет чуть больше перекрещенного. У сайги, бегущей со скоростью 70 км/час (рис. 76, *Б*; рис. 77, *Б*), почти равномерно возрастают все составляющие полного шага (задний на 13%, передний на 25%, растянутый полет на 56% и перекрещенный полет на 29%). У джейрана при скорости 65 км/час сильно увеличивается растянутый полет (на 130%), а остальные составляющие увеличиваются незначительно (на 5—6%, или даже уменьшаются на 15—20%). У муфлона же при скорости 60—65 км/час (рис. 76, *Г*; рис. 77, *Г*) очень сильно увеличивается растянутый полет (на 400%), а задний, передний шаг и перекрещенный полет заметно уменьшаются (на 20—55%).

О вертикальных колебаниях центра тяжести можно косвенно судить по следам. Зная примерные скорости бега и измеряя величину свободного полета по следам, можно высчитать угол вылета животного, который может служить приблизительным показателем и вертикальных перемещений центра тяжести (табл. 4).

Из табл. 4 следует, что у приспособленных к лесным местообитаниям парнокопытных — пятнистого оленя и косули — из всех частей полного шага наибольшей будет растянутый полет, что при общем увеличении полного шага и незначительном уменьшении скорости бега приводит к заметному увеличению угла вылета по сравнению с парнокопытными — жителями открытых пространств (северный олень, сайга, в меньшей мере джейран). Кроме того, нужно отметить, что при рыси лесных парнокопытных длина полного шага (цикла) уменьшается по сравнению с таковым галопа, а у жителей открытых пространств, наоборот, увеличивается. Это свидетельствует о том, что у жителей открытых пространств при рыси вертикальные колебания центра тяжести увеличиваются по сравнению с его колебаниями при галопе, а у парнокопытных, приспособленных к обитанию в лесных угодьях, наоборот, уменьшаются.[5]

Специализация в единовременных больших прыжках вызывается приспособлением к скальным местообитаниям. О размерах прыжков можно судить по следующему наблюдению. Пять самцов безоаровых коз от двух- до шестилетнего возраста легко перепрыгнули через пропасть шириной 13.5 м. Прыгали эти козы с небольшого уступа, и перед прыжком каждая из них останавливалась, подгибала все ноги и прыгала. Приземлялись они на карниз, расположенный на противоположной стороне пропасти под углом в 100° к линии полета прыгающих животных. Приземляясь на передние конечности. козы забрасывали заднюю часть туловища вбок и вверх, так,

---

[5] Сказанное не согласуется с мнением И. И. Соколова, Е. А. Клебановой и А. А. Соколова (1964), которые пишут (стр. 346): «При передвижении иноходью и рысью тело животного перемещается главным образом в горизонтальной плоскости, испытывая лишь незначительные вертикальные перемещения». И далее: «. . .передвижение галопом и прыжками связано со значительными перемещениями тела животного также и в плоскости вертикальной». На самом деле, при рыси и иноходи, вероятно, у всех парно- и непарнокопытных, приспособленных к обитанию в открытых пространствах, и, во всяком случае, у сайги и джейрана, о которых идет речь в цитированной работе, как относительные, так и абсолютные перемещения центра тяжести в вертикальной плоскости при рыси всегда больше, чем при галопе. Недаром, описывая галоп степных животных, нередко употребляют выражение: «животное как бы стелется по земле». Такое соотношение перемещения центра тяжести при галопе и рыси хорошо знакомо всем кавалеристам, получающим резкие толчки при рыси.

что и задние конечности попадали на карниз, ширина которого не превышала 20 см. Уровень карниза был несколько выше уровня уступа, так что веревка, протянутая с уступа на карниз, образовывала с горизонтальной плоскостью угол в 1—2°.

Сравнение размахов движения в суставах конечностей при рыси и галопе у северного оленя (рис. 78—81), рыси у канны (рис. 82), галопе у гну (рис. 83), джейрана (рис. 84), косули (рис. 85) не позволяют выявить по приводимым схемам ясных различий у животных, приспособленных к разным типам местообитания. Вероятным объяснением этого служит тот факт, что условия съемок разных видов были совершенно различны. Если северные олени фотографировались при максимальных скоростях бега, то галоп джейрана и косули снимался при очень незначительных показателях скорости.

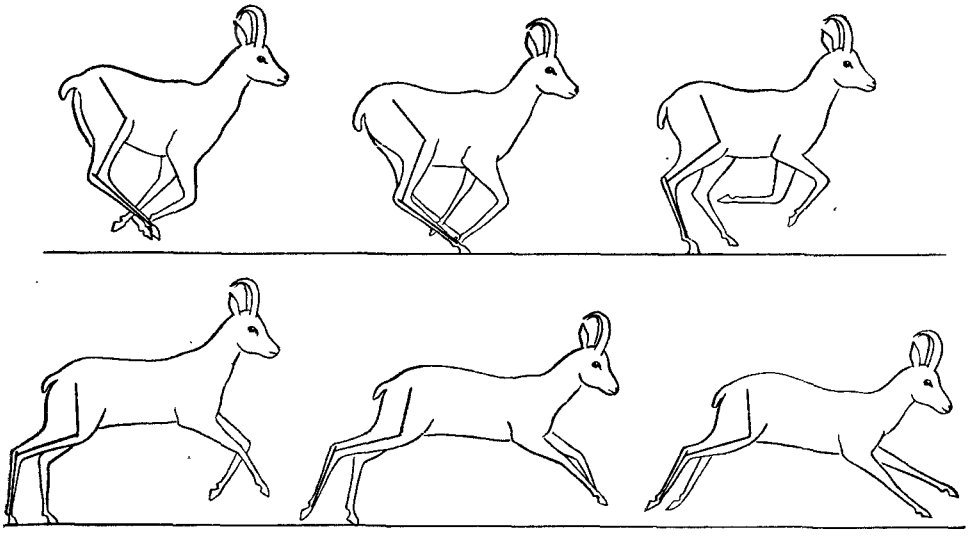


Рис. 86. Движение скелета задних конечностей серны (*Rupicapra rupicapra*) при легком латеральном галопе.

Кроме того, размах движения в суставах конечностей и для животных, приспособленных к жизни в сходных местообитаниях, может оказаться разным, т. е. один и тот же эффект может достигаться разными путями. Ниже при обсуждении причин морфо-функциональных перестроек органов движения я буду не раз возвращаться к этой проблеме. Сейчас же на конкретном примере разберу разные биомеханические формы приспособлений к сходным условиям обитания и образа жизни.

Изучение поведения серны и тура в Кавказском заповеднике показало, что эти животные при опасности стремятся скрыться в скалах. Перепрыгивание со скалы на скалу — их наиболее излюбленный прием «отделываться от преследователей». Наблюдения по скоростям бега показали, что оба эти вида, вероятно, не способны развивать скорость свыше 40 км/час. Обычные показатели скорости бега при их стремительных перебежках к расположенным вблизи неприступным скалам равнялись 20—28 км/час и ниже. Скорость выше 30 км/час нами не отмечалась. Таким образом, эти две формы парнокопытных должны быть отнесены к группе животных, приспосабливающихся к единовременным прыжкам с характерными особенностями механики движения: приспособленность к большим прыжкам, значительные вертикальные колебания центра тяжести, малые скорости

бега и малая выносливость. Сходство привычек, выбора местообитания, характерных скоростей бега и выносливости, казалось бы, должны свидетельствовать и о сходстве всей механики движения. Однако в движении бедренной кости между этими двумя формами наблюдаются большие различия. Если провести вертикальную плоскость из тазобедренного сустава, то дистальный конец бедра у серны при всех ее движениях не заходит назад за нее (рис. 86, 87), а у тура даже при шаге (рис. 88) легко заходит, что особенно проявляется при галопе (рис. 89).

Рис. 87. Положение скелета задней конечности у серны, стоящей на задних конечностях.

Интересно отметить, что эта особенность движения бедренной кости характерна для всей трибы *Caprini* (принимаемой по: Simpson, 1945), но не других представителей семейства *Bovidae* и *Cervidae*. О закреплении такого ограничения в движении бедренной кости можно судить хотя бы по тому, что как при прыжках, так и при разных позах, где можно было бы ожидать сильное отведение бедра назад, оно отводится только у представителей трибы *Caprini*. Так, сравнивая прыжок дикого барана (рис. 90) и оленя (рис. 91) или вертикальную стойку козла (рис. 92) и длинношеей антилопы (рис. 91), можно увидеть, что заметно больше отводится назад бедро у представителей трибы *Caprini*, чем у других *Bovidae*. Эти примеры свидетельствуют о том, что даже сходные требования могут удовлетворяться разными биомеханическими схемами.

В филогенезе парно- и непарнокопытных неоднократно появлялись ветви, в которых наблюдались формы со значительным увеличением размеров тела.[6] Увеличение массы тела предъявляет особые требования к экономичности бега. Одной из сторон повышения экономичности бега будет уменьшение вертикальных колебаний центра тяжести, что в свою очередь может быть обеспечено уменьшением угла шага и размаха сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей, особенно центральных ее звеньев (локтевой и коленный).

Сравнивая галоп бизона (рис. 93) с галопом, рысью и даже шагом других парно- и непарнокопытных (рис. 70—74, 78—86, 88, 89), легко заметить, во-первых, уменьшение угла шага и, во-вторых, меньший размах сгибательно-разгибательных движений в коленном и локтевом суставах у бизона. Так, угол заднего шага у бизона равен 38°, а у остальных животных, изображенных на рис. 70—75, 78—89, он колеблется от 47 до 65°. У бизона угол переднего шага равен 53°, а у остальных — от 60 до 95°. В коленном суставе размах сгибательно-разгибательных движений в фазе опоры у бизона равен 24°, а у других — выше 30°. В локтевом суставе соответственно 23° и не менее 35°.

---

[6] Увеличение массы тела, как и другие особенности строения животных, есть результат приспособительного филогенеза. Вызывается увеличение тела, вероятно, разными причинами, однако в результате такого изменения величины животного возникают новые условия механики движения, к которым и приспосабливается животное.

У жираф специализация в питании листьями верхней части кроны деревьев ведет к сильному удлинению конечностей. Возрастание длины конечностей сопровождается их выпрямлением, что еще больше повышает рост жираф. Для полного выпрямления конечностей сумма углов в голеностопном и коленном суставах должна быть равной 360°. У жирафы при галопе в фазе опоры сумма углов этих суставов составляет не менее 250° (рис. 94), при медленном иноходеобразном шаге — не менее 270° (рис. 95). У остальных копытных только в крайней степени выпрямления конечностей сумма углов этих суставов может быть близкой жирафе, а в фазе опоры она неоднократно опускается ниже 200°. Только у бизона низший предел равен 220°.

Уже Грегори (Gregory, 1912) считал, что филогенетические изменения скелета копытных зависят от приспособления к скорости, выносливости

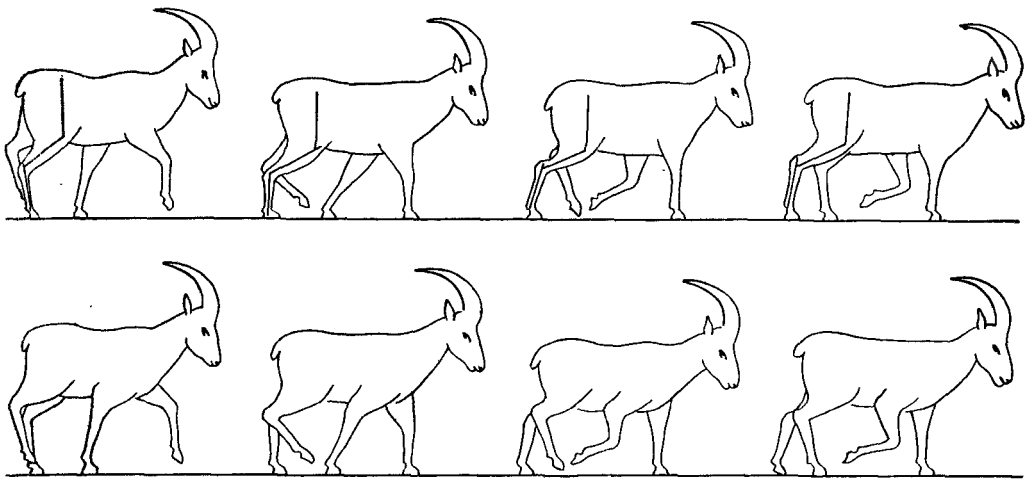


Рис. 88. Нормальный шаг тура (*Capra caucasica*).

и отражают влияние веса тела. Поэтому он, желая уточнить картину эволюции этих животных, выделил четыре формы их бега: 1) полускоростной (subcursorial), аналогичный моему таранному, описанному для тапиров; 2) скоростной (cursorial) — бег копытных открытых пространств; 3) полутяжелый (mediportal), характерный для крупных парно- и непарнокопытных, и 4) тяжелый (graviportal), выработавшийся уже в группе хоботных (см. ниже, стр. 153). Тем самым Грегори впервые упорядочил типизацию бега у копытных, что имело большое значение для правильного истолкования особенностей строения скелета этих млекопитающих.

Рассмотренные выше особенности механики бега и прыжков разных групп парнокопытных позволяют разграничить следующие формы их бега.

Скоростная форма бега, аналогичная скоростному бегу непарнокопытных. Характеризуется приспособлениями к наибольшим скоростям и выносливости бега. Выносливость обеспечивается очень незначительными вертикальными колебаниями центра тяжести, обусловленными малыми углами вылета в каждом цикле. Особенно маленькие вертикальные колебания центра тяжести наблюдаются у копытных, приспособленных к скоростной форме бега при их самом быстром аллюре — галопе. При менее быстрых аллюрах — рыси и, вероятно, иноходи — у них наблюдаются бо́льшие углы вылета и бо́льшие абсолютные вертикальные колебания центра тяжести. Скоростная форма бега вырабатывается у обитателей открытых пространств, для которых быстрый и выносливый бег оказывается единственным способом спасения от хищников.

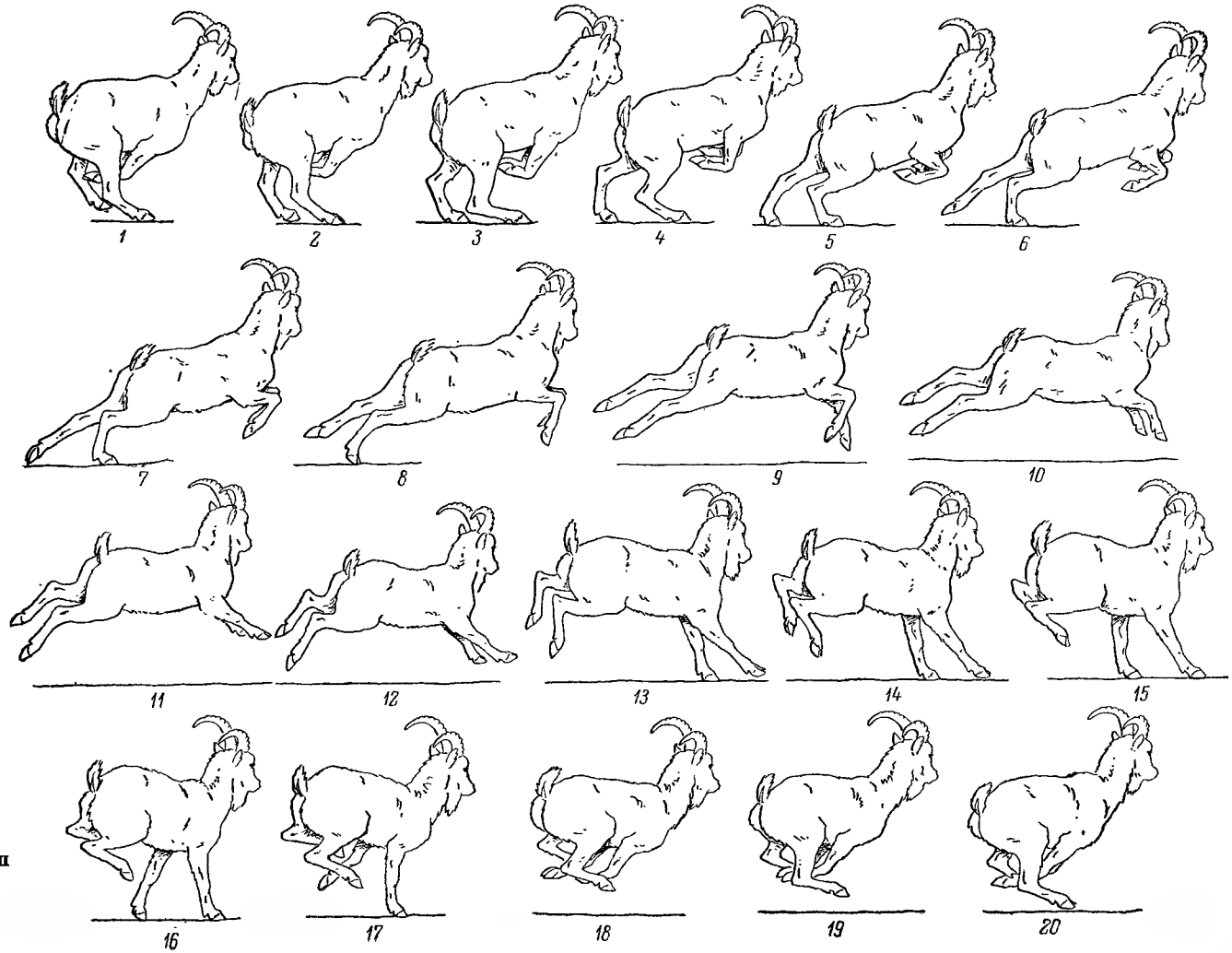


Рис. 89. Галоп тура.

Прыжково-скоростная форма бега. Характеризуется меньшей выносливостью, увеличением вертикальных колебаний центра тяжести при галопе и уменьшением их при рыси. Вертикальные колебания центра тяжести возрастают в связи с заметным увеличением

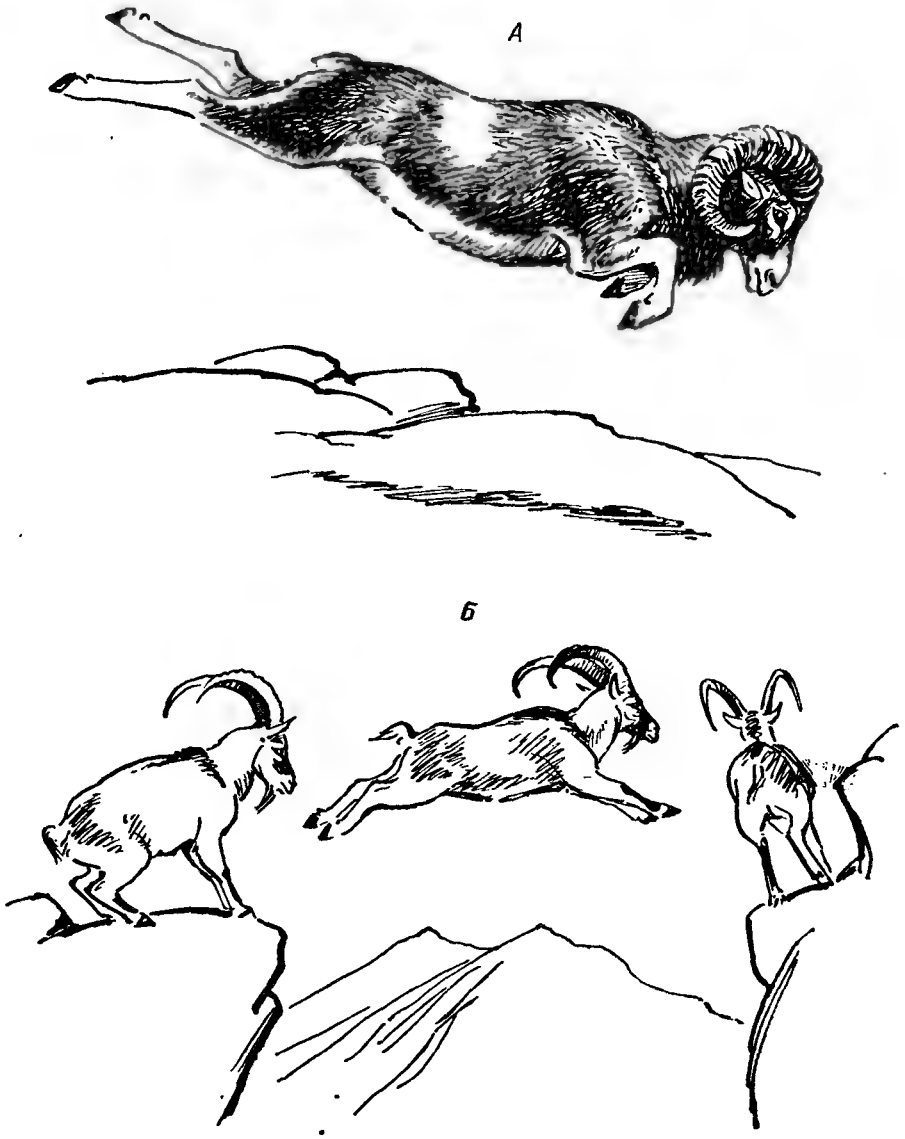
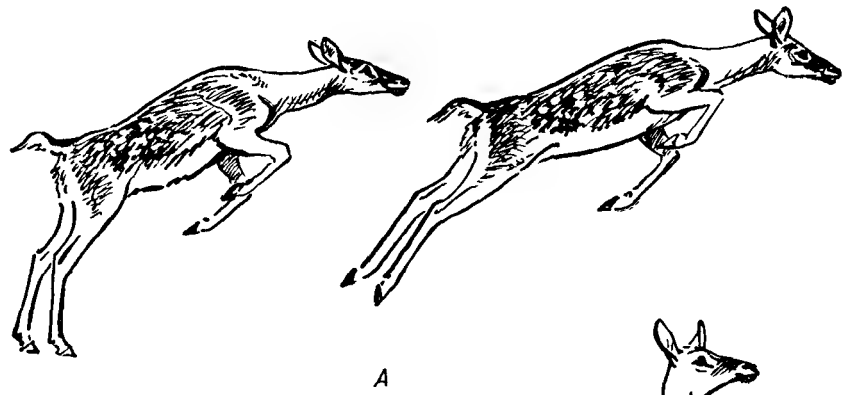


Рис. 90. Прыжок дикого барана (*Ovis musimon*) (*А*) (по: Hajek, 1954) и прыжок через пропасть безоарового козла (*Capra aegagrus*) (*Б*) (зарисовка автора).

угла вылета в каждом цикле, что приводит к удлинению как стадии свободного полета, так и всего полного шага. Вырабатывается у лесных животных. Узкая приспособленность к отдельным типам леса может приводить к значительному варьированию механики бега. В более густых зарослях уменьшается не только выносливость, но и скорость бега, в высокоствольных разреженных лесах скорость бега по сравнению с животными, приспособленными к скоростной форме бега, может уменьшаться очень незначи-

тельно. Последнее в особенности характерно для животных разреженных кустарниковых местообитаний (джейран), скорость бега которых может приближаться к таковой группы скоростных животных.

Прыжковая форма бега. Характеризуется приспособлением к единовременным прыжкам, экономичность которых повышается



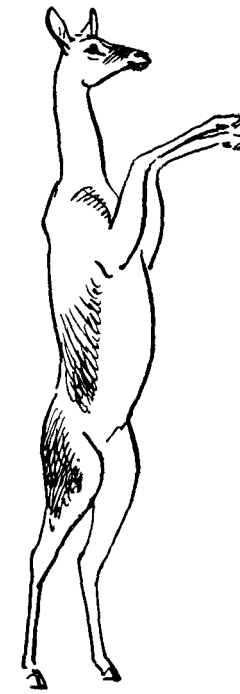


Рис. 91. Прыжок лани (*Cervus dama*) (*А*) (по: Muybridge, 1887) и стойка на задних конечностях длинношеей антилопы (*Litocranius walleri*) (*Б*) (по фото Гржимека из: Schomber, 1962).

по мере увеличения угла вылета центра тяжести. Поэтому, если для двух первых форм приспособление к бегу сопровождалось уменьшением углов вылета в каждом цикле движения, то при прыжковой форме развитие идет в противоположном направлении. Одновременно приспособление к прыжковой форме бега ведет к сокращению скоростей бега и выносливости животных. В свою очередь механика движения отдельных форм, приспособленных к прыжковой форме бега, может отличаться по типу движения бедренной кости в фазе опоры. У ряда форм (роды *Capra* и *Ovis*) бедро отводится назад более, чем у других копытных. У других же форм (род *Rupicapra*) норма отведения бедра остается характерной для всех копытных.

Полутяжелая форма бега. Характеризуется уменьшением угла шага и размахов сгибательно-разгибательных движений фазы опоры в локтевом и коленном суставах, что приводит к дополнительным уменьшениям вертикальных колебаний центра тяжести. Вырабатывается у копытных в связи с увеличением массы их тела.

Ходульная форма бега. Характеризуется выпрямленными в фазе опоры локтевым, кистевым, коленным и голеностопным суставами. Вырабатывается как специальное приспособление к добыванию пищи в кронах деревьев у жираф, что приводит к значительному удлинению и выпрямлению конечностей.

Несмотря на большие различия между формами бега, характерными для отдельных групп и видов копытных, общим для всех них будет работа задних и передних конечностей исключительно как локомоторных органов.

Кроме того, у всех копытных на протяжении всего цикла бега позвоночный столб сохраняется жестким, благодаря чему спина не может способствовать увеличению размеров полного шага. Поэтому бег копытных я объединяю общим термином — «дилокомоторный дорзостабильный» способ бега.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА

Жесткость позвоночного столба во время бега, характерная для всех копытных, обеспечивается системой остистых отростков и надостистой связкой, а также системой поперечнореберных отростков поясничных позвонков с межпоперечной связкой и замками суставных отростков поясничных позвонков. Все эти образования имеют много общего у всех представителей копытных. Обычно остистый отросток первого грудного позвонка небольшой и направлен вертикально (рис. 96). Остистые отростки впереди лежащих шейных позвонков или полностью отсутствуют, или слабо развиты и имеют постепенно увеличивающийся уклон вперед. Остистые отростки II, III, иногда до V грудного позвонка становятся все длиннее и затем вновь укорачиваются, постепенно уменьшаясь вплоть до последнего грудного позвонка. Одновременно каждый последующий остистый отросток все более и более отклоняется назад вплоть до X грудного позвонка. Дальше остистые отростки вновь становятся все более вертикальными, и XI, XII или XIII остистые отростки — вертикальными, так называемыми «антиклинальными» (Домбровский, 1935). К антиклинальному остистому отростку подходят наклоненные вперед остистые отростки поясничных позвонков. Остистые отростки поясничных позвонков представляют собой широкие костные пластинки, расположенные в сагиттальной плоскости, верхушки которых расширяются в передне-заднем направлении (рис. 97) так, что межостистое расстояние становится минимальным.[7]

Рис. 92. Сибирский каменный козел (*Capra sibirica*), обрывающий листья с куста.

Надостистая связка простирается между всеми остистыми отростками. Наиболее мощная ее часть располагается в передней части грудной области, и вновь она становится более плотной и толстой в поясничной области. В. Я. Бровар (1935, 1940) сравнивает остистые отростки и надостистую связку с фермой жесткости (термин употребляется в учении о сопротивлении материалов). В ней балками сжатия будут сами остистые отростки, а балками растяжения — надостистая связка (рис. 98). Ферма эта работает на сокращение возможности разгибания спины. Тем самым удлинение остистых отростков отражает увеличение разгибательного напряжения

[7] Исключение представляют самые мелкие *Tragulidae*, у которых почти не заметно расширения верхушки остистых отростков.

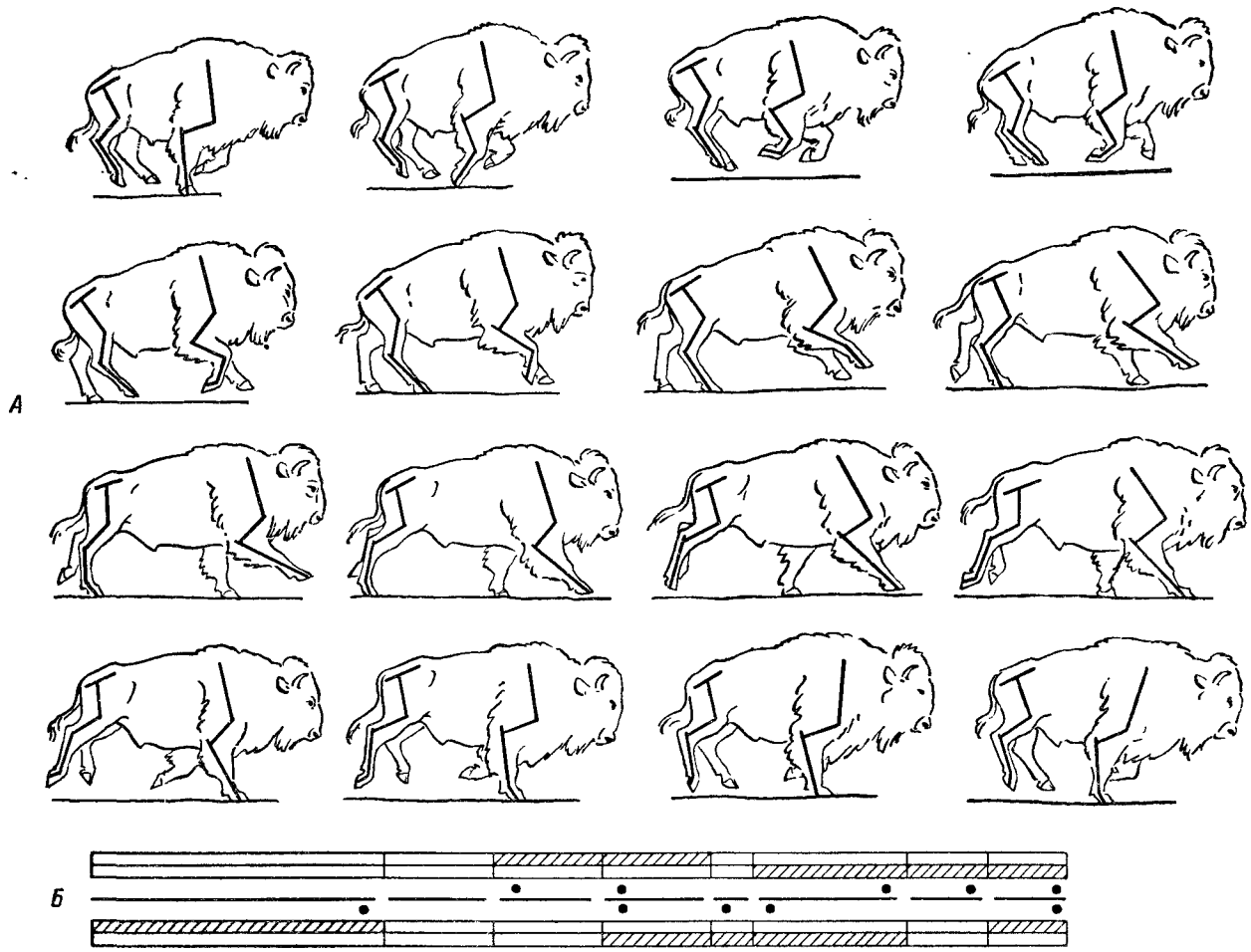


Рис. 93. Движение скелета конечностей бизона (*Bison americanus*) во время тяжелого диагонального галопа (*А*) и его опорный график (*Б*).

в разных областях позвоночного столба. Естественно, наибольшее сопротивление разгибанию спины должно концентрироваться в области прикрепления передних конечностей к туловищу (область холки на позвоночнике). Наглядно напряжение этой области на разгибание изображено (рис. 99) Куммером (Kummer, 1959a, 1959b), который рисует схематически

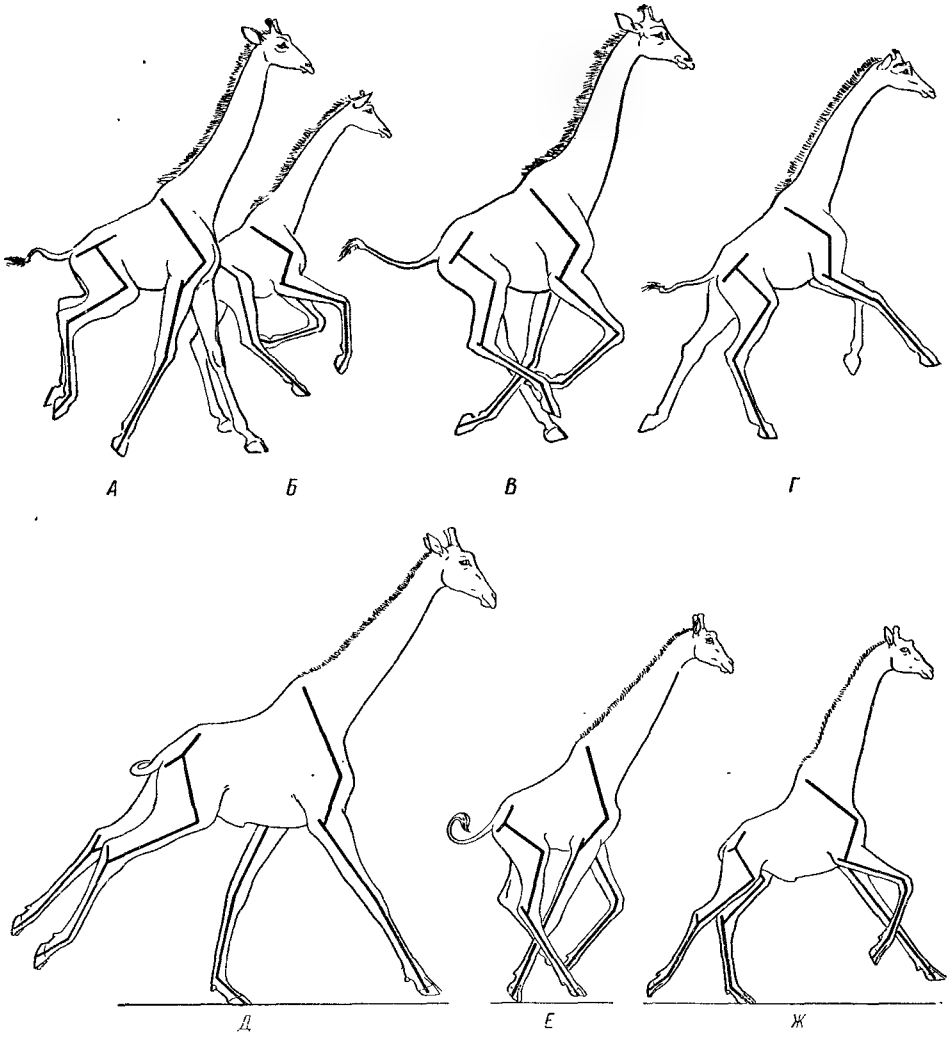


Рис. 94. Движение скелета конечностей жирафы при тяжелом латеральном галопе.
А, Б, Г — по фото Гржимека из: Бентли, 1961; *В* — по фото Гржимека из: Das Tier, 1970, 12: 43; *Д, Е, Ж* — по фото Окапиа из: Das Tier, 1966, 9.

позвоночник как балку, лежащую на двух стойках. Участок балки, простирающийся за пределы передней стойки (область шеи и головы), действует на резкое напряжение, стремящееся разогнуть позвоночник в области передней стойки (т. е. область холки). Особенно резкое разгибательное влияние на позвоночник в этой области возникает в момент приземления на передние конечности (рис. 100).

Разрастание остистых отростков со все более выраженным отклонением их назад полезно и с другой стороны. Дело в том, что при этом удлиняются межостистые участки надостистой связки, которая, несмотря на свое фиб-

розное малорастяжимое строение, все же обеспечивает ограниченные изменения параметров, необходимые для смягчения толчков, передаваемых туловищу через передние конечности при окончании стадии растянутого полета.

Передне-заднее расширение верхушки остистых отростков укорачивает межпозвоночные участки надостистой связки (рис. 96), что повышает жесткость поясничного отдела позвоночного столба. Интересно отметить, что особенно сильно расширяются верхушки остистых отростков у копытных, приспособленных к большим прыжкам (козы — *Capra aegagrus*, *C. sibirica*, кабарга — *Moschus moschiferus* и др.). По-видимому, резкие изменения положения тела при прыжках должны предъявлять повышенные требования к сохранению жесткости поясничного отдела позвоночного столба. С другой стороны, легко прыгающие мелкие *Tragulidae* не имеют никаких расширений верхушки остистых отростков поясничных позвонков, характерных для всех остальных копытных.[8] Мелкие размеры этих животных не способствуют возникновению мощных разгибающих моментов в поясничном отделе, которые нуждались бы в специальных жесткостных устройствах позвоночного столба.

Кроме сокращения дорзальной флексии позвоночного столба, уменьшаются возможности и боковых изгибов в поясничной области, чему способствует разрастание поперечно-реберных отростков, а также образование замков суставными отростками поясничных позвонков. У копытных поперечнореберные отростки поясничных позвонков расположены в горизонтальной плоскости, сильно развиты и заметно расширяются к своим концам, к которым прикрепляется отчетливо выраженная межпоперечная связка (рис. 101). Особые замки, образованные суставными отростками поясничных позвонков, представляют собой дополнительные жесткостные устройства. Сущность этих замков выражается в разрастании краниальных суставных отростков, охватывающих каудальные не только сбоку, но и сверху. Поэтому они не только ограничивают боковые изгибы, но и создают дополнительные препятствия для вертикальных изгибов позвоночника (рис. 97). Все эти структуры вместе создают достаточно жесткое образование, препятствующее боковым и вертикальным изгибам позвоночного столба.

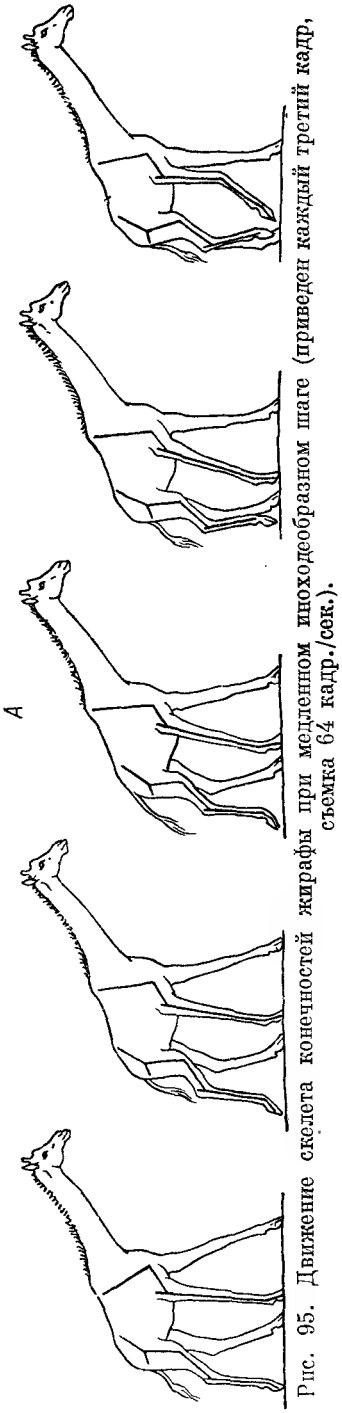


Рис. 95. Движение скелета конечностей жирафы при медленном иноходообразном шаге (приведен каждый третий кадр, съемка 64 кадр./сек.).

[8] К сожалению, отсутствие материала не позволило подробнее изучить представителей этого семейства парнокопытных.

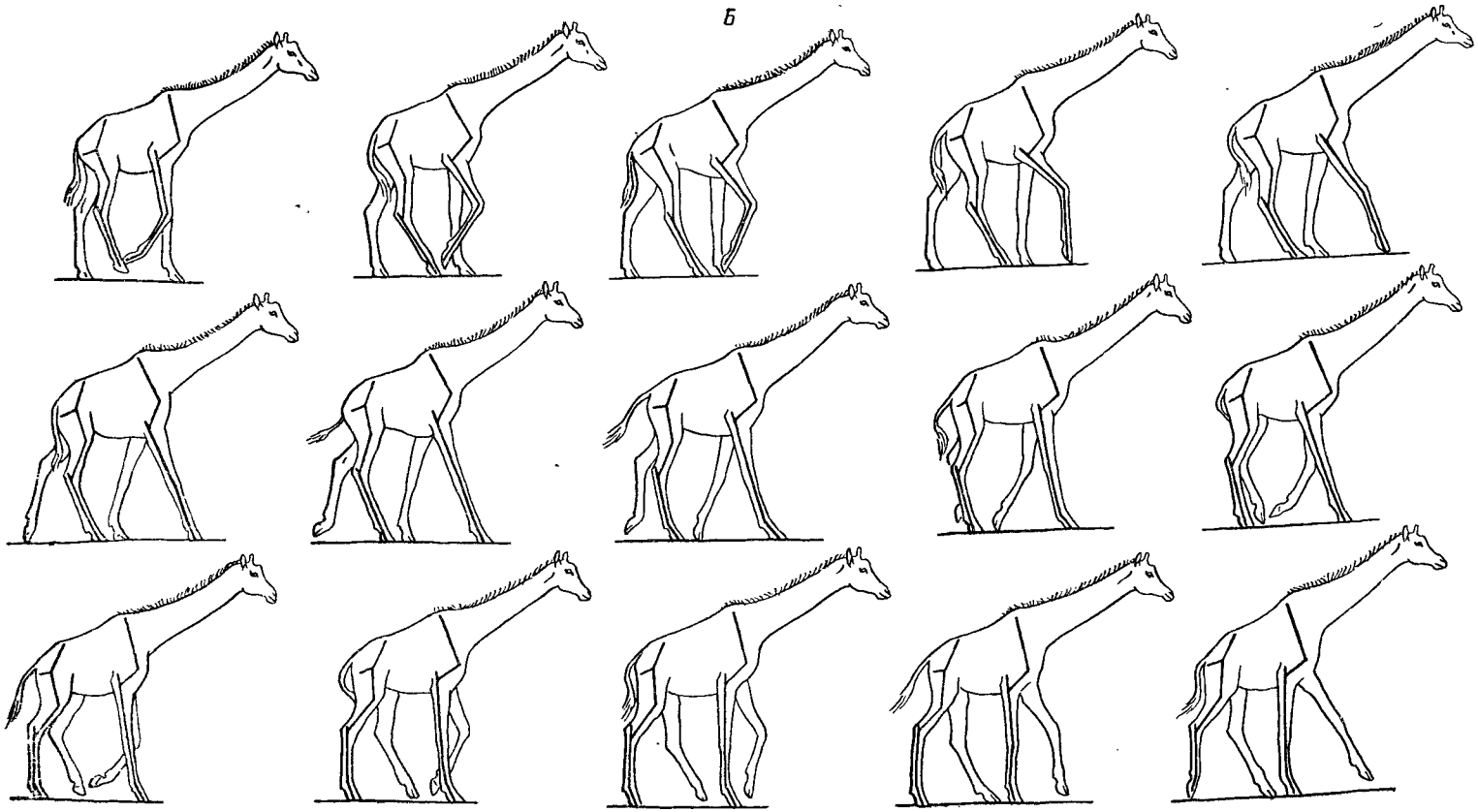


Рис. 95 (*продолжение*).

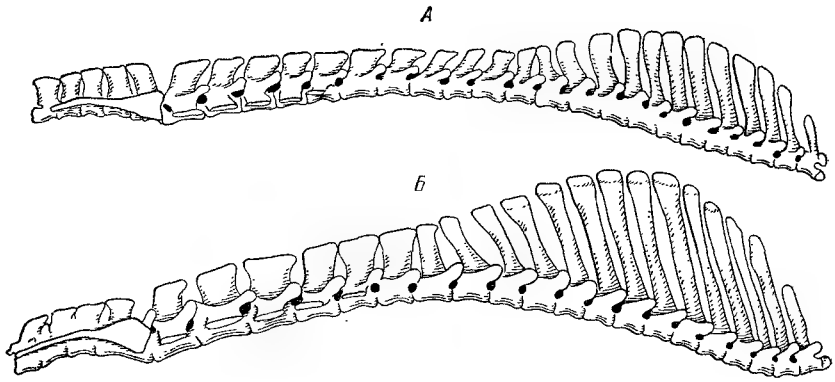


Рис. 96. Строение позвоночного столба копытных (вид сбоку).
А — кулан (*Equus hemiones*); *Б* — бизон (*Bison americanus*).

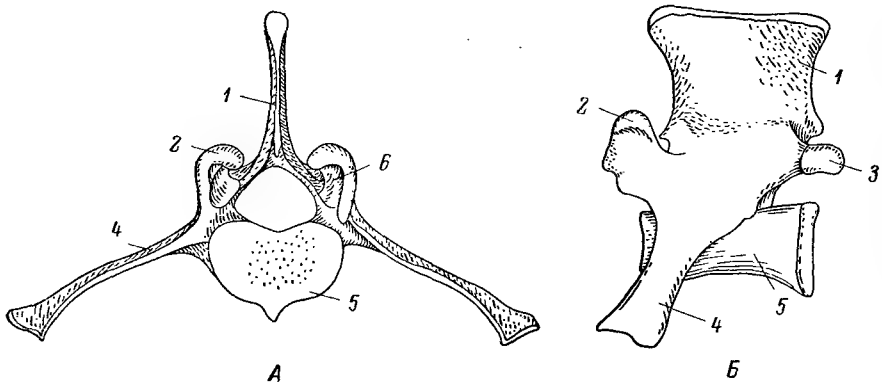


Рис. 97. Третий поясничный позвонок тура (*Capra caucasica*).
А — вид спереди; *Б* — вид сбоку; *1* — остистый отросток; *2*, *3* — суставные отростки: *2* — краниальный, *3* — каудальный; *4* — поперечнореберный отросток; *5* — тело позвонка; *6* — замок суставного отростка.

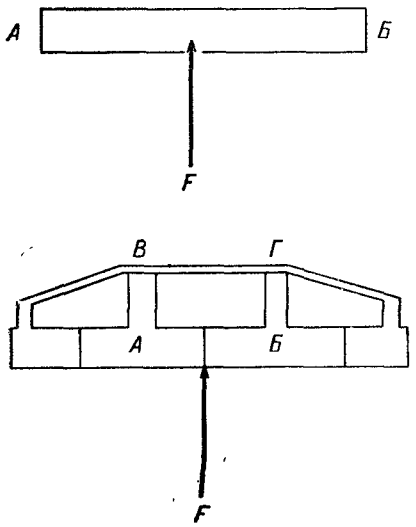


Рис. 98. Действие силы *F* на брусок *АБ* и ферму жесткости *АБВГ*.
АВ, *БГ* — балки сжатия; *ВГ* — балка растяжения.

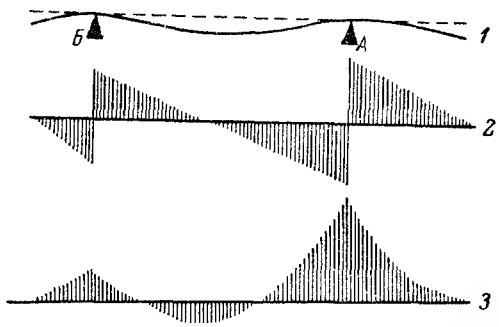


Рис. 99. Кривые распределения сил на позвоночный столб. (По: Kummer, 1959a).
А, *Б* — треугольники опоры; *1* — схема изгибов балки; *2* — схема сил излома в точках опоры; *3* — схема моментов изгиба.

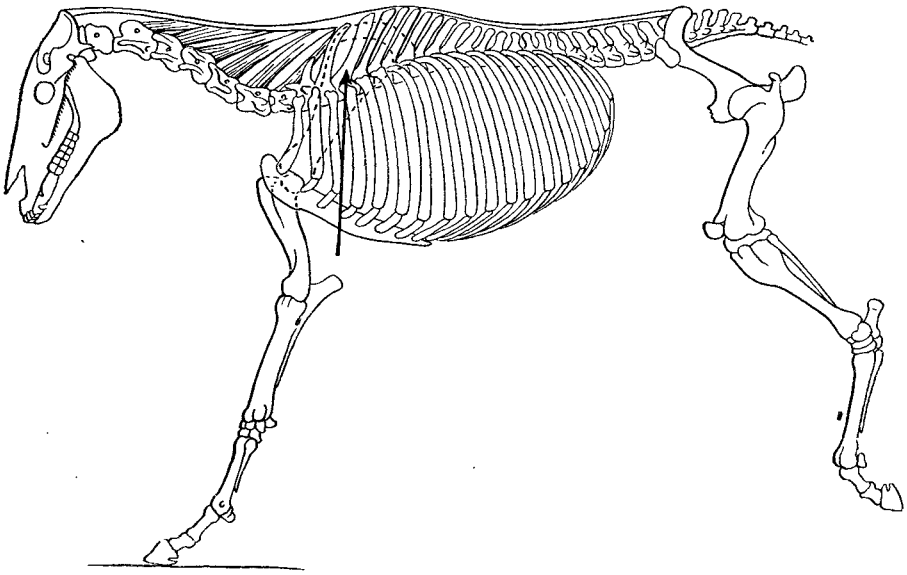


Рис. 100. Влияние реактивной силы (*стрелка*) на позвоночный столб лошади в момент ее приземления.

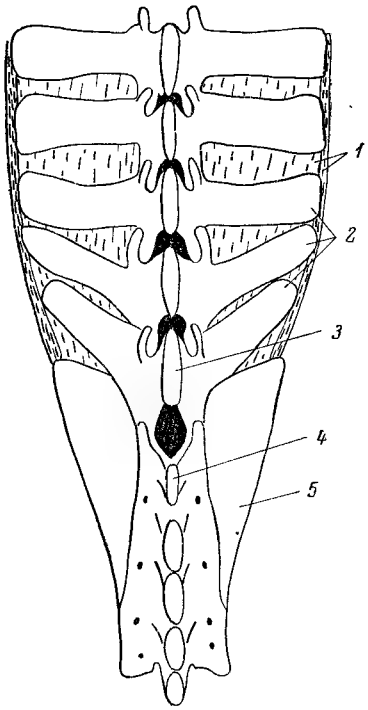


Рис. 101. Строение поясничной части позвоночного столба кулана (*Equus hemiones*).

1 — межпоперечная связка; *2* — поперечнореберный отросток; *3—4* — остистые отростки последнего поясничного (*3*) и первого крестцового (*4*) позвонков; *5* — крыло крестцовой кости.

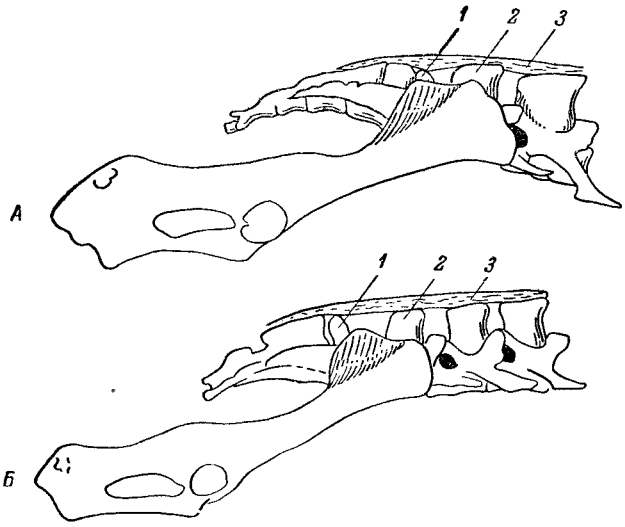


Рис. 102. Крестцово-поясничная область позвоночника *Capra aegagrus* (*А*) и *Rupicapra rupicapra* (*Б*), вид сбоку.

1, *2* — остистые отростки первого крестцового (*1*) и последнего поясничного (*2*) позвонков; *3* — надостистая связка.

Наибольшим сгибательно-разгибательным влияниям подвержена крестцово-поясничная область. Большие нагрузки, испытываемые в этой области, приводят к тому, что подвижность между крестцовым и последним поясничным позвонками значительно больше, чем в самой пояснице. Увеличение подвижности в этой области отражается на росте остистых отростков, наклоненных вперед на последнем поясничном позвонке и назад на первом крестцовом. Такой наклон остистых отростков приводит к удлинению надостистой связки этой области. Интересно отметить, что у представителей рода *Capra* удлинение этой связки обеспечивается сокращением длины остистого отростка первого крестцового позвонка, что приводит к перебрасыванию надостистой связки с последнего поясничного прямо на второй крестцовый позвонок (рис. 102) (Гаспарян, 1969).

Казалось бы, требования к сохранению жесткости позвоночного столба на протяжении всего цикла движения легче всего осуществлялись бы полным срастанием позвонков между собой, как это происходит, например, у птиц. Однако срастание позвоночника в одно целое сильно уменьшает амортизационную роль позвоночника, которая очень необходима при беге скоростными аллюрами, имеющими стадии свободного полета (все формы галопа).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАГРУЗОК НА КОНЕЧНОСТИ

Исследование нагрузок на отдельные конечности и величин размахов движения в суставах необходимо для выяснения причин их изменений при специализации в разных формах бега копытных. Скоростными аллюрами животных, приспособленных к таранной, прыжковой, прыжково-скоростной, а иногда и скоростной формам бега, будут легкий латеральный, реже диагональный галоп, т. е. у всех этих животных после окончания фазы задней опоры наступает стадия свободного полета в воздухе. Обычно фаза опоры одной задней конечности не успевает закончиться, как вступает в действие вторая конечность.[9] Движения и роль обеих задних конечностей в цикле несколько различны. Первая приземлившаяся конечность бывает поставлена более вертикально, чем вторая, т. е. угол между горизонтальной плоскостью и направлением приземляющейся стопы у первой конечности на 5—10° больше, чем у второй (рис. 103). При окончании фазы опоры, наоборот, приземлившаяся первая конечность отрывается под бо́льшим наклоном к горизонтальной плоскости, чем вторая. Вероятным объяснением возникновения такого рода приземления и отрыва ко-

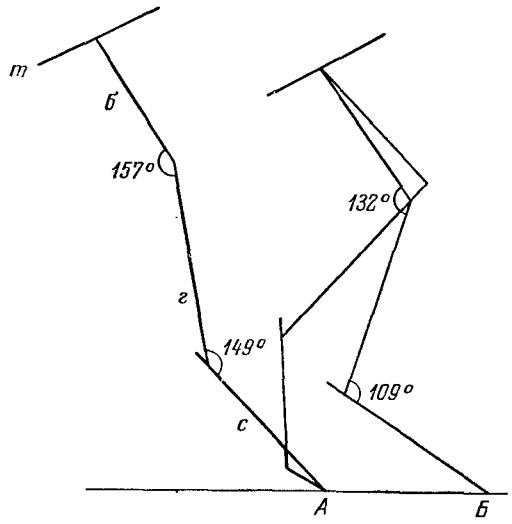


Рис. 103. Зависимость величин углов в суставах задних конечностей от времени их приземления.

А — ведущая конечность; *Б* — вторая конечность; *т* — таз; *б* — бедро; *г* — голень; *с* — стопа.

[9] Обнаруженный по следам один случай самого быстрого латерального галопа архаренка, при котором после толчка каждой конечности наступала стадия полета в воздухе, можно считать исключением.

нечностей служат следующие условия их работы. Как указывалось выше (стр. 61—63), в каждом цикле движения суставы конечностей четыре раза меняют сгибательные движения на разгибательные и обратно, причем на фазу свободного переноса конечности приходится три такие смены движений, а на фазу опоры — одна. Перед приземлением конечности голеностопный, коленный и тазобедренный суставы начинают сгибаться, а пальцевые — разгибаться, подготавливая амортизационные движения в суставах конечностей. С момента приземления первой конечности пальцевые суставы резко разгибаются, обеспечивая первое звено амортизации толчка. Разгибание пальцевых суставов при сгибании голеностопного, коленного и тазобедренного способствует некоторому опусканию туловища. Поэтому для беспрепятственного приземления второй конечности впереди первой она перед соприкосновением с почвой должна быть более согнутой в коленном и голеностопном суставах (рис. 103). Наоборот, к концу разгонного периода фазы задней опоры разгибание голеностопного, коленного и тазобедренного и сгибание пальцевых суставов первой конечности не обеспечивают стадии свободного полета в воздухе, а второй обеспечивают. В связи с этим разгибание и сгибание суставов перед отрывом первой конечности почти полностью завершаются в фазе опоры, а у второй эти же движения завершаются в первые моменты подтягивающего периода фазы свободного переноса конечностей. Естественно предположить, что первая конечность, как воспринимающая основную тяжесть тела и оканчивающая почти полностью движение в суставах конечности, в фазе опоры должна быть более нагруженной. Исследование динамики нагрузки на конечности лошади при галопе показали, что наибольшая нагрузка действительно падает на первую приземлившуюся конечность (Марей, 1875). Вероятно, поэтому ведущая конечность обычно через ряд циклов меняется.

При тяжелом галопе, характерном для скоростного аллюра ходульной и полутяжелой форм бега, и у части животных, приспособленных к скоростной форме бега, нагрузка до окончания фазы опоры распределяется и на передние конечности.

ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЕНИЯ СООТНОШЕНИЙ ДЛИН СЕГМЕНТОВ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Все исследованные в этой работе виды, приспособленные к разным формам билокомоторного дорзостабильного способа бега, представляют собой глубокоспециализированных в беге животных. Поэтому вполне вероятно, что различия в соотношениях сегментов конечностей для разбираемой группы млекопитающих скорее характеризуют форму бега, чем глубину специализации к нему.

Рассмотренные в предыдущей главе общие положения, обусловливающие изменение длин сегментов конечностей, позволяют перейти к анализу их у отдельных представителей. Естественно, такой анализ правильнее и удобнее вести в пределах родственных групп с тем, чтобы затем проводить и более общие сравнения.

Можно считать, что небольшое количество непарнокопытных, рассматриваемых в этой работе, в какой-то мере отражает пути изменений соотношений длин сегментов задних конечностей в их филогенезе. Недаром В. О. Ковалевский (1873) считал тапиров, соотношение сегментов конечностей которых схоже с таковыми у предков лошадей, живыми ископаемыми среди непарнокопытных. У кулана и зебры по сравнению с тапиром заметно удлиняются стопа и голень и несколько укорачивается бедро (табл. 5). Общая длина сегментов конечностей у кулана по сравнению с тапиром возрастает на 24%, а у зебры — на 14%. Признавая исходным для непарнокопытных соотношения сегментов скелета конечностей, ха-

Таблица 5

Изменение размеров сегментов скелета задних конечностей в связи с приспособлением копытных к разным формам бега

Вид	Относительные размеры				Абсолютная длина конечности, мм	Вес тела, кг	Максимальная скорость бега, км/час	Форма бега
	бедро (а)	голень (б)	стопа (в)	сумма (а+б+в)				
Tapirus americanus	37.3	30.0	38.6	105.9		250	40	Таранная.
Equus quagga chapmani	32.8	34.6	53.5	120.9	1085	400	70	Скоростная.
E. hemionus onager	36.0	38.2	57.6	131.8		250	80	»
Connochaetes gnou	32.6	39.3	51.7	123.6	980	300	90	»
Taurotragus oryx	35.3	36.4	50.5	122.2	1540	400	60	»
Saiga tatarica	33.0	38.6	54.5	126.1	665	35	80	»
Gazella gutturosa	31.3	37.9	55.0	124.2	725	30	80	»
G. subgutturosa	36.7	45.8	65.7	148.2	710	30	75	Скоростная с элементами прыжково-скоростной.
Rupicapra rupicapra	43.8	55.0	68.0	166.8	865	50	40	Прыжковая.
Ovis ammon polli	39.7	49.0	59.2	147.0	964	80	60	Прыжково-скоростная.
O. am. cycloceros	38.6	47.8	60.0	146.4	813	50	60	То же
Capra aegagrus	38.0	45.0	49.0	132.0	770	30	45	Прыжковая.
C. caucasica	38.9	45.6	49.5	134.0	685	70	45	»
Bison bonasus	35.8	37.0	46.6	119.4	1410	1500	55	Полутяжелая.
B. americanus	34.5	36.0	43.3	113.8	1400	1500	80	»
Cervus elaphus sibiricus	36.3	42.8	60.0	139.0	1230	350	60	Прыжково-скоростная.
C. el. elaphus	38.8	46.3	66.0	151.1	1170	180	60	То же
C. dama	37.9	44.5	62.0	144.4	970	80	55	» »
Capreolus capreolus	41.7	51.7	69.9	163.3	830	50	60	» »
Rangifer tarandus	36.2	42.3	60.2	138.7	1000	120	80	Скоростная.
Giraffa camelopardalis	48.5	55.5	106.0	210.0	2080	800	60	Ходульная.

Примечание. В табл. дано процентное отношение длины сегментов к сумме длин поясничного и грудного отделов позвоночного столба. Форма бега охарактеризована выше.

рактерные для тапиров, нужно считать, что в филогенезе непарнокопытных происходит нарастание длины конечностей в особенности за счет удлинения стопы и голени. Однако при увеличении размеров непарнокопытных происходит вторичное уменьшение относительных размеров сегментов задних конечностей, что уже имеет место даже при сравнении кулана с зеброй, у которой общая длина конечности относительно сокращается. При очень большом увеличении размеров у непарнокопытных начинают вторично сокращаться относительные размеры сегментов конечностей (Gregory, 1912). Судить об этом можно по отношению длины третьей плюсневой кости к длине бедра (табл. 6).[10]

О величине животных можно в первом приближении судить по абсолютной длине бедра. Как видно из табл. 6, в эволюции непарнокопытных наблюдается постепенное удлинение стопы, что выражается в увеличении относительных размеров третьей плюсневой кости. Однако когда размеры бедра переваливают за 300 мм, то относительные размеры третьей плюсневой кости претерпевают вторичное уменьшение, приближающее их по показателям индексов к предкам всей группы *Eohippus sp.* и *Mesohippus sp.*

[10] У зебры и кулана отношение длины стопы к длине бедра оказывается примерно равным.

У исследованных современных непарнокопытных соотношения сегментов конечностей и их относительная и абсолютная длина хорошо согласуются с типом их бега. Небольшие скорости бега при необходимости часто перепрыгивать через препятствия приводят к возникновению частых единовременных больших нагрузок (прыжок с места), при которых конечности, построенные по принципу рычага силы (при длинном бедре и укороченной стопе), более выгодны. Увеличение скорости бега приводит к удлинению конечностей. Абсолютная длина конечностей зебры заметно больше, чем у кулана, в связи с чем для поддержания равной с куланом скорости бега зебра может сохранить равное количество шагов на единицу времени при меньших размахах сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей или, сохраняя равные размахи сгибательно-разгибательных движений, может иметь меньшее количество циклов на единицу времени. По всей вероятности, у зебры тип бега меняется как по пути уменьшения количества циклов на единицу времени, так и уменьшения сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей. Этим, вероятно, можно объяснить как меньшие абсолютные скорости, характерные для бега зебры, так и более редкие случаи перехода на легкий галоп. Если для кулана легкий галоп является обычным аллюром (наблюдения в Бадхызском заповеднике), то зебре, судя по фотографии стада, убегающего в панике от самолета (Бентли, 1961), легкий галоп несвойствен.

Среди *Cervidae* только для северного оленя характерна скоростная форма бега, а для остальных — прыжково-скоростная (табл. 5). Легкий латеральный галоп (рис. 85) — основной скоростной аллюр, характерный для всех оленей, а северный олень чаще использует тяжелый латеральный или диагональный галоп (рис. 78, 80).

Таблица 6

Изменение соотношений третьей плюсневой кости (*Mtt* III) в филогенезе непарнокопытных (по: Gregory, 1912)

Группа и вид	Длина бедра, мм	Отношение *Mtt* III к длине бедра, %
Perissodactyla, Tapiroidea		
Heptodon calciculus	175	43
Tapirus americanus	262	41
T. indicus	320	37
Perissodactyla, Hippoidea		
Eohippus sp. . .	162	50
Mesohippus sp. . .	178	68
Hypohippus osborni	278	78
Neohipparion whitneyi	249	101
Equus kiang . .	313	88
E. scotti	370	71
E. caballus (*racehorse*)	392	73
Hippidion neogeum	340	62

Как говорилось выше, величина растянутой стадии галопа у косули при скорости бега 60 км/час равна 6.0 м, а у северного оленя при скорости бега 65 км/час — всего 1.8 м. Если же учесть, что и абсолютная длина конечности северного оленя (100 см) больше, чем у косули (83 см), то станет ясной необходимость значительно больших относительных сил, развиваемых при каждом цикле у косули по сравнению с северным оленем (см. подробнее в предыдущей главе). Удлинение конечностей обеспечивает некоторое уменьшение относительной силы (формула *9*). Кроме того, относительно более длинные конечности при каждом прыжке приближаются к вертикали, опущенной из центра тяжести, тем самым облегчая увеличение угла вылета каждого прыжка. Естественно, что прыжково-скоростная форма бега должна привести к развитию относительно более длинных конечностей, чем скоростная. И действительно, рассматривая табл. 5, можно отметить, что у северного оленя относительная длина конечностей наименьшая из всех оленей (138.7% длины поясничного и груд-

ного отделов позвоночного столба при 144—163% у других *Cervidae*). Только у марала, вес которого в 1.5—2 раза больше веса северного оленя, этот индекс становится близким таковому северного оленя и равным 139.1%. Интересно отметить, что как раз стопа, которая имеет наибольшие показатели у прыжково-скоростных *Cervidae*, у марала становится относительно короче, чем у тундрового подвида северного оленя (выше приводилась аналогия и для непарнокопытных, у которых увеличение веса тела вело к относительному сокращению длины третьей плюсневой кости).

Очень большое удлинение сегментов задней конечности наблюдается у жираф, сумма длин сегментов конечностей которых в 2.1 раза больше длины поясничного и грудного отдела позвоночного столба. Казалось бы, жирафам должен быть свойствен бег с особенно большими прыжками. Однако удлинение конечностей у них связано с особым способом добывания корма. Поэтому у жираф вырабатывается специфическая форма бега, названная «ходульной», при которой сильно сокращаются сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей и угол шага, в результате чего они бегают тяжелым галопом, при котором отсутствует стадия растянутого полета (рис. 94). У жираф особенно длинная (как по абсолютным, так и по относительным показателям) стопа (табл. 5), однако на протяжении фазы опоры она меняет свое положение по отношению к горизонтальной плоскости не более чем на 25°, что, естественно, не способствует крупным прыжкам.

Среди исследованных представителей семейства полорогих (*Bovidae*) можно наметить несколько основных типов соотношений величин сегментов задних конечностей. Из них первые два типа характерны для скоростных животных, у которых относительная длина всех сегментов задних конечностей невелика, составляя 122.2—127.1% длины поясничного и грудного отделов позвоночного столба. Самым длинным из трех сегментов будет стопа (50.5—55.0% длины туловищного отдела позвоночника). При этом у более легких — сайги и дзерена — показатели стопы равны 54.5 и 55.0%, а у более тяжелых — канны и гну — 50.5 и 51.7%. Таким образом, и у полорогих с увеличением веса тела вторично сокращается величина стопы и начинает увеличиваться бедро.

Джейран по форме бега, а также по индексам относительной длины конечностей и размеров стопы приближается к прыжково-скоростным животным (табл. 5).

Если у скоростных животных сокращение относительных размеров стопы и некоторое увеличение бедра находит свое объяснение в увеличении массы их тела (сравнение гну и канны с сайгой и дзереном), то при исследовании двух родов *Bovidae*, специализированных в прыжках (*Capra* и *Rupicapra*), различия в соотношениях сегментов не могут быть объяснены их величиной. Известно, что отдельные виды рода *Capra* могут быть как больше, так и меньше по размерам, чем серны. Эту разницу нельзя объяснить степенью специализации в прыжках. Так, выше описан прыжок безоаровых коз на 13.5 м. В Кавказском заповеднике замерен прыжок серны на 11.3 м. Серна при этом прыгала несколько вверх: участок, на который она приземлилась, был выше горизонтальной плоскости, проведенной с места прыжка, на 1.3 м. Фактически, если перевести эти два прыжка на горизонтальные, то разница в длине прыжка нивелируется. Исходя из этих фактов, можно предполагать, что отличия в соотношении длин сегментов у этих двух форм вызваны разницей в механике фазы опоры перед прыжком, а не величиной или глубиной их специализации в прыжках.

Выше указывалось на разный характер движения бедра у тура и серны. Более подробный анализ прыжка тура и других представителей рода *Capra*, с одной стороны, и серны — с другой, показал следующие моменты

сходства и различия в механике прыжка этих животных. Как серны, так и козы перед прыжком приседают на все четыре ноги. При этом они откидываются назад так, что нередко центр тяжести заходит за линию опоры стопы. В результате животное или приземляется на всю стопу, или даже на какой-то момент принимает сидячую позу, приобретая сходство с сидячей собакой. Из этого положения как серна, так и тур в первую очередь поднимаются за счет разгибания локтевого и плечевого суставов, приподымающих и подтягивающих туловище вперед. Затем включается разгибание тазобедренного, коленного и голеностопного суставов, обеспечивающих дальнейшее ускорение движения туловища вперед, вплоть до отрыва животного от земли. При этом у серны происходит синхронное разгибание коленного и голеностопного суставов, а у тура разгибание голеностопного сустава запаздывает.[11] Эта разница проявляется и при анализе динамики изменения углов суставов задней конечности серны и тура на протяжении фазы опоры во время латерального галопа. Поэтому у серны толчок задних конечностей, связанный с разгибанием коленного и синхронного с ним голеностопного суставов, сохраняет выгодное направление вперед и вверх вплоть до пересечения головкой бедра и голеностопного сустава вертикальных плоскостей, первая из которых проводится из коленного сустава, а вторая из точки опоры конечности (рис. 104). Дальнейшее разгибание коленного сустава уже препятствует нужному направлению движения головки бедренной кости даже при продолжающемся разгибании голеностопного сустава. Объясняется это тем, что и сам голеностопный сустав, перейдя за вертикаль, восстановленную из точки опоры задней конечности, начинает спускаться (рис. 104). У тура лишь после пересечения головкой бедра вертикальной плоскости, восстановленной из коленного сустава, начинается разгибание голеностопного сустава (рис. 104), которое и обеспечивает нужное направление передачи толчка туловищу головкой бедра при продолжающемся разгибании тазобедренного и коленного суставов. В результате оказывается, что у тура по сравнению с серной в фазе опоры при галопе наблюдаются заметно больший размах разгибания тазобедренного сустава, несколько больший размах разгибания коленного сустава и меньшее, чем у серны, разгибание голеностопного сустава. Хотя конечная величина угла голеностопного сустава у тура меньше, чем у серны, но интенсивность его разгибания к концу фазы опоры у серны меньше, чем у тура.

Рассмотренные отличия в последовательности включения суставов конечностей у серны и тура и интенсивности разгибания этих суставов к концу фазы опоры свидетельствуют об усилении нагрузок на голеностопный сустав в конечный момент фазы опоры у коз, у которых он осуществляет направленность движения всего туловища.

В предыдущей главе отмечалось, что относительные силы, развиваемые в фазе опоры, при одиночных прыжках заметно больше, чем при галопе (стр. 67—68). К тому же повышение нагрузки на голеностопный сустав приводит к столь значительному возрастанию сил, действующих на излом стопы, что даже при относительно небольших массах животных начинают сказываться условия, вызывающие сокращение длины стопы (как это было указано и для скоростных животных). У серны же синхронизация разгибания коленного и голеностопного суставов не приводит к чрезмерным нагрузкам на стопу, вследствие чего она не должна укорачиваться.

---

[11] При галопе эта разница в работе суставов задних конечностей выражается в том, что у серны при каждом цикле бега подкидывается задняя часть туловища, а у коз движение туловища во время галопа плавное. Это своеобразное отличие галопа серны и коз бросается в глаза при первых же наблюдениях в природе. Анализ механики движения серны и тура проводился совместно с К. М. Гаспаряном.

Сокращение длины стопы в связи с увеличением массы тела было показано при сравнении дзерена и сайги с более тяжелыми скоростными животными — гну и канной или при сравнении различных видов оленей, у самого тяжелого из которых (марала) стопа оказалась наиболее укороченной. Дальнейшее уменьшение относительной длины стопы и всей конечности (табл. 5) наблюдается у приспособленных к полутяжелой форме бега зубра и бизона.

Анализ соотношения длин сегментов задних конечностей у копытных позволяет затронуть несколько дискуссионных вопросов систематики и эволюции копытных. Так, И. И. Соколов, Е. А. Клебанова и А. С. Соколов (1963, стр. 345) пишут: «. . . как известно (Соколов, 1953), общее направление эволюции подсемейства *Caprinae* — приспособление к жизни в условиях горных ландшафтов, к передвижению по сильно пересеченной местности. Одним из морфологических показателей этого направления является прогрессивное укорочение конечностей, особенно их дистальных звеньев. Не избежали этого, по-видимому, и предки сайги», и далее (стр. 347): «Если у джейрана этот процесс шел путем, обычным для многих других групп млекопитающих — удлинением конечностей и развитием галопа, то для сайги, имеющей общее происхождение с группой козлов и баранов, этот путь оказался закрытым: уровень специализации к горному образу жизни, достигнутый предками сайги (укорочение конечностей) к моменту отхождения их от общего корня *Caprinae*, был уже столь высоким, что обратный ход эволюции в сторону вторичного удлинения конечностей оказался невозможным и приспособление к бегу в этой линии развития пошло путем выработки иных морфо-физиологических адаптаций». Мне кажется неправомочным заключение о происхождении сайги от горных форм на основании наличия некоторых различий в соотношении сегментов конечностей у джейрана и сайги. Дело в том, что у прыжково-скоростных форм по сравнению со скоростными сегменты конечностей относительно более длинные. Это видно как при сопоставлении относительных размеров сегментов конечностей северного оленя с лесными оленями родов *Capreolus* и *Cervus*, так и при сравнении дзерена и сайги с джейраном. Для приспособленных к скоростной форме бега дзерена, сайги и северного оленя относительные размеры сегментов конечностей заметно меньше, чем у передвигающихся прыжково-скоростной формой бега джейрана и лесных оленей.

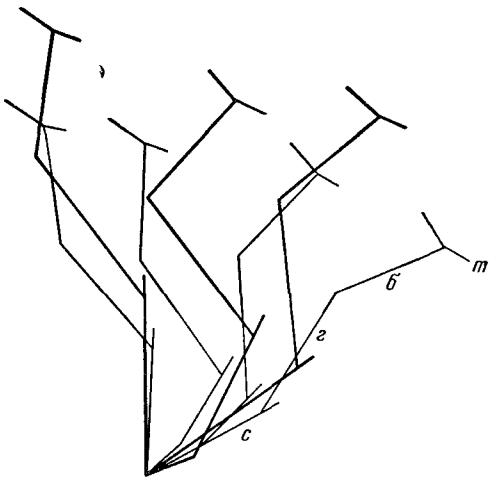


Рис. 104. Схема движения скелета задних конечностей серны (*Rupicapra rupicapra*) (*жирные линии*) и тура (*Capra caucasica*) (*тонкие линии*) на протяжении фазы опоры во время галопа.

m — таз; *б* — бедро; *г* — голень; *с* — стопа.

И. И. Соколов (1953) относит серну к трибе *Caprini* вместе с родами *Capra*, *Ovis* и *Hemitragus*. Мне кажется, что разный механизм прыжка серны и козлов может свидетельствовать о независимом переходе к скальному образу жизни родов *Capra* и *Rupicapra*. Тем самым очень мало вероятна систематическая их близость, позволяющая их объединять в одну трибу.

ГРУППЫ МЫШЦ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ И ИХ ПЕРЕСТРОЙКА В СВЯЗИ С ПРИСПОСОБЛЕНИЕМ К РАЗНЫМ ФОРМАМ БЕГА

Выше указывалось (стр. 72, 75), что основная нагрузка на мышцы задних конечностей приходится на фазу опоры, во время которой наиболее нагруженными в свою очередь оказываются разгибатели тазобедренного, коленного, голеностопного и сгибатели пальцевых суставов. Если для односуставных мышц изменение их длины прямо связано со сгибательно-разгибательными движениями в соответствующем суставе, то двухсуставные мышцы изменяются в длине не только в зависимости от сгибательно-разгибательных движений в обоих суставах, но и в зависимости

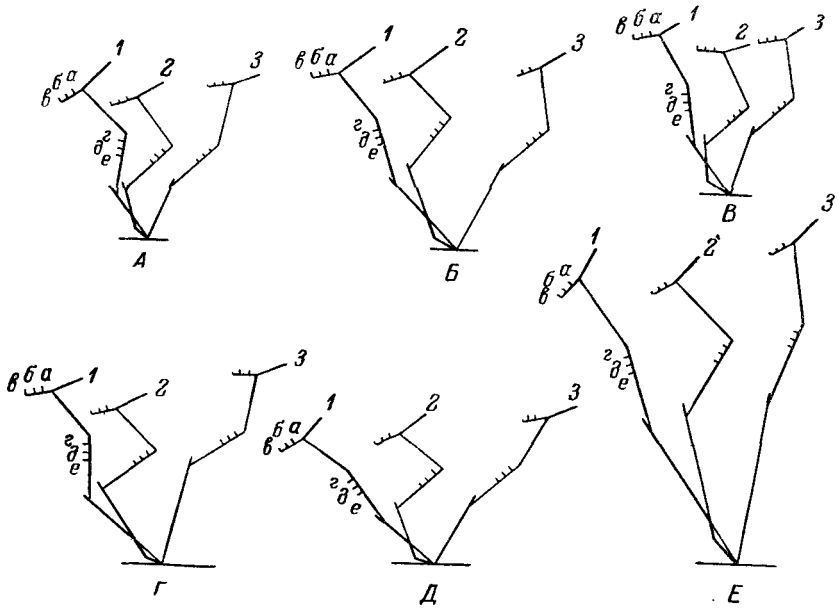


Рис. 105. Схема движения скелета задних конечностей копытных на протяжении фазы опоры.

А — тапир (*Tapirus americanus*); *Б* — кулан (*Equus hemionus*); *В* — бизон (*Bison americanus*); *Г* — косуля (*Capreolus capreolus*); *Д* — безоаровый козел (*Capra aegagrus*); *Е* — жирафа (*Giraffa camelopardalis*). *1* — начало; *2* — середина; *3* — конец фазы опоры; *а*, *б*, *в* — условные точки на седалищной кости; *г*, *д*, *е* — на голени.

от топографического положения начала и конца каждой мышцы. Поэтому для характеристики работы одной из самых основных групп разгибателей тазобедренного сустава — длинной заднебедренной группы мышц — приводится схема движения скелета задних конечностей пяти видов копытных (рис. 105). Длина сегментов на этой схеме взята пропорциональной данным табл. 5.

К сожалению, из-за отсутствия соответствующих биомеханических данных дать аналогичные схемы для всех копытных невозможно. Поэтому приводимые схемы нужно рассматривать лишь как модели, облегчающие расшифровку работы двухсуставных мышц при разных типах бега. В этих моделях дается не топография истинного положения каждой мышцы, а только по три точки, равноудаленные от коленного (рис. 105, *г*, *д*, *е*) и тазобедренного суставов (рис. 105, *а*, *б*, *в*). Соединение во всех девяти возможных комбинациях точек, расположенных на седалищной кости, с точками на голени в три момента фазы задней опоры позволяет судить о ходе

изменения «условных длинных заднебедренных мышц» в этой фазе. На схеме выбраны следующие моменты: *1* — момент приземления (начало фазы задней опоры, начало подготовительного периода), *2* — середина фазы опоры (окончание подготовительного периода и начало разгонного периода), *3* — момент отрыва конечности (конец фазы опоры и конец разгонного периода). Выражая изменение длины мышц в процентах к длине их в среднем положении (*2*) скелета конечностей (табл. 7), можно представить себе наиболее выгодные условия работы мышц длинной заднебедренной группы в фазе опоры исследуемых животных (рис. 105). Общими предпосылками выгодности работы мышц должны быть следующие: в разгонный период фазы опоры длина мышцы должна уменьшаться. Если она не уменьшается и особенно если увеличивается, то она будет мешать, а не способствовать разгибанию тазобедренного сустава в разгонный период фазы опоры.[12] Если в подготовительный период мышца все же укорачивается, то лишь незначительно, так как в противном случае энергия сокращения мышцы в большей степени используется без пользы для толчка — основной функции фазы опоры.

Таблица 7

Длины «условных длинных заднебедренных мышц» в разные моменты фазы опоры в процентах к их длине в среднем положении *2* по схеме, данной на рис. 105

Вид	Положение скелета	Сочетание условных точек								
		а			*б*			*в*		
		г	*д*	*е*	*г*	*д*	*е*	*г*	*д*	*е*
Capreolus capreolus	*1*	134	123	112	135	126	113	132	123	113
	3	101	92	88	110	105	92	118	112	102
Bison americanus	*1*	115	108	103	114	110	103	113	110	102
	3	91	88	85	97	95	89	101	98	95
Capra aegagrus	*1*	142	128	112	145	131	113	145	130	117
	3	103	88	74	117	101	87	133	116	103
Equus hemionus onager	*1*	129	121	112	129	123	112	128	123	114
	3	99	93	88	103	99	94	112	107	102
Tapirus americanus	*1*	117	107	102	113	109	101	115	112	103
	3	106	97	88	112	104	94	106	113	103
Giraffa camelopardalis	*1*	108	103	96	112	107	99	113	108	103
	3	101	97	89	108	101	96	110	106	99

Примечание. Буквенные и цифровые обозначения см. в подписи к рис. 105.

К длинной заднебедренной группе относятся у копытных: двуглавая бедра, стройная и полусухожильная мышцы. Двуглавая бедра (m. biceps femoris) состоит у копытных из передней двуглавой (m. biceps femoris anterior) и задней двуглавой (m. biceps femoris posterior). Передняя двуглавая делится на две порции: проксимальную и дистальную. Пучки проксимальной порции веерообразно начинаются от остистых отростков крестцовых позвонков и крестцово-седалищной связки и сходятся к проксимальному концу сухожилия, идущего к голени по переднему краю этой

[12] Для обеспечения толчка в разгонном периоде фазы опоры наиболее важна функция разгибания тазобедренного сустава — функция, которой противодействует тяжесть тела.

мышцы (рис. 106, *1*). Дистальная порция представляет собой прямоугольное брюшко, волокна которого идут от переднего края задней двуглавой мышцы к переднему краю передней двуглавой мышцы косо вперед и вниз (рис. 106, *2*). Задняя двуглавая мышца начинается от седалищного бугра и заднего края передней двуглавой мышцы и веерообразно расходится, оканчиваясь на гребне большого бугра и фасции голени. От заднего края задней двуглавой мышцы к ахилловому сухожилию идет соединительно-

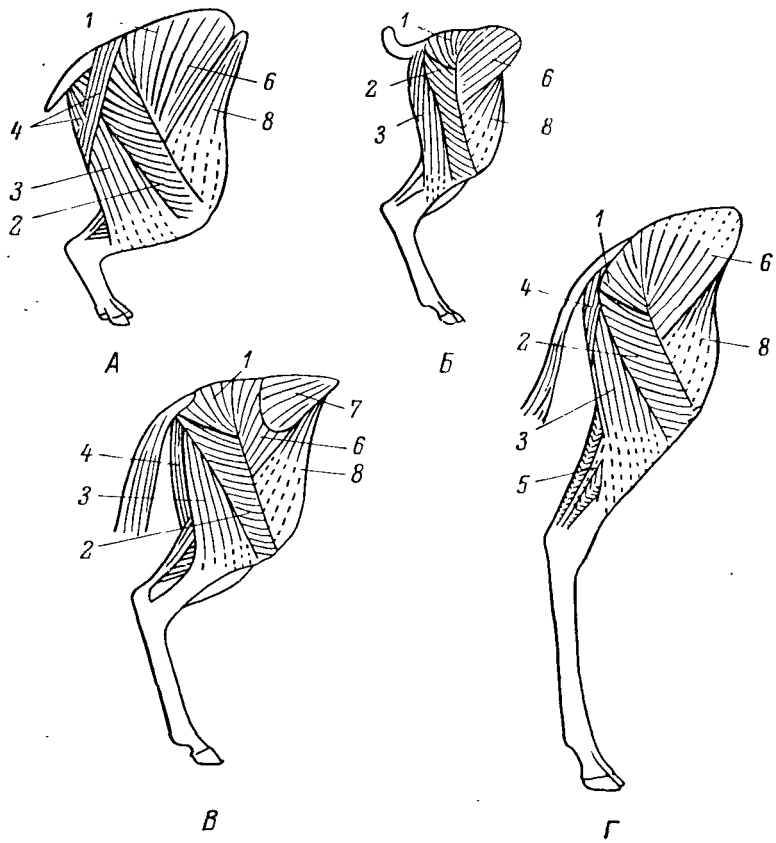


Рис. 106. Мышцы задней конечности копытных (вид с латеральной стороны).

А — тапир (*Tapirus americanus*); *Б* — безоаровый козел (*Capra aegagrus*); *В* — кулан (*Equus hemionus*); *Г* — жирафа *Giraffa camelopardalis*; *1—3* — m. biceps femoris: *1* — anterior pars proximalis, *2* — anterior pars distalis, *3* — posterior; *4* — m. semitendinosus; *5* — сухожильная оттяжка к m. gastrocnemius; *6—7* — m. gluteus: *6* — superficialis, *7* — medius; *8* — m. tensor fasciae latae.

тканный тяж (рис. 106, *5*). Передняя и задняя двуглавые мышцы настолько плотно сращены, что границу между ними можно провести только по направлению мышечных волокон. Функции обеих порций передней двуглавой мышцы и задней двуглавой мышцы различны.

Переднее сухожилие, на котором оканчивается проксимальная порция передней двуглавой мышцы, занимает положение, близкое к тому, которое обозначено как *в—е* в табл. 7. У всех приведенных в таблице млекопитающих величина *в—е* изменяется минимально. У безоарового козла, косули, кулана и тапира *в—е* в разгонном периоде даже удлиняется, а у бизона и жирафы незначительно укорачивается. Поэтому для поддержания в постоянно напряженном состоянии переднего сухожилия двуглавой мышцы достаточно небольших усилий проксимальной порции передней дву-

главой мышцы. Заднее сухожилие передней двуглавой мышцы, от которого начинаются мышечные волокна и задней двуглавой мышцы, занимает положение *б—е* табл. 7. У всех копытных в разгонном периоде фазы опоры *б—е* продолжает сокращаться. Общий размах сокращения *б—е* в фазе опоры незначительный: у жирафы — 4, у тапира — 7, у бизона — 14, у кулана — 16 и только у безоарового козла — 26% длины *б—е* в момент приземления животного. Мышечные волокна дистальной порции передней двуглавой мышцы у безоарового козла, винторогого козла и дагестанского тура (Гаспарян, 1967) направлены к ее каудальному сухожилию, от которого начинаются и мышечные волокна задней двуглавой мышцы, под углом в 50—55°, у жирафы под углом в 70—75°, у остальных же копытных этот угол больше, чем у коз, и меньше, чем у жирафы (рис. 106).

В подготовительном периоде фазы задней опоры каудальное сухожилие передней двуглавой мышцы подтягивается у всех копытных, кроме жирафы, на 1—13% его первоначальной длины, а у жирафы удлиняется на 1% (табл. 7, *б—е*). Сокращение длины этого мускула продолжается, и на протяжении всего разгонного периода фазы опоры он укорачивается на 4—13% от длины его к концу подготовительного периода. Если краниальное и каудальное сухожилия передней двуглавой мышцы на всем протяжении фазы опоры находятся в напряженном состоянии, в связи с чем расстояние между ними не меняется, то сокращение волокон дистальной порции передней двуглавой мышцы тянет седалищную кость со скоростью, пропорциональной скорости сокращения волокон и секансу угла прикрепления этих волокон к сухожилию. Угол этот в фазе опоры по мере сокращения волокон дистальной порции передней двуглавой мышцы увеличивается. При этом возрастает не только скорость перемещения седалищной кости, но и увеличивается составляющая, стремящаяся прогнуть краниальное и каудальное сухожилия этой мышцы. Прогиб этих сухожилий лишает смысла всю конструкцию. Поэтому задняя двуглавая мышца, как и проксимальная порция передней двуглавой мышцы, должна обеспечивать сохранение натяжения краниального и каудального сухожилий передней двуглавой мышцы на всем протяжении фазы опоры. Задняя двуглавая мышца занимает зону от *б—г* до *б—д* (табл. 7). У трех из приведенных видов *б—г* сокращается в подготовительном периоде фазы опоры более чем на 25% ее первоначальной длины (*Capreolus capreolus* — 35%, *Capra aegagrus* — 45% и *Equus hemionus* — 29%). Однако у них в разгонном периоде волокна «условных мышц» удлиняются на 3—17% от длины в конце подготовительного периода, т. е. хотя в фазе опоры постепенно и нарастает влияние дистальной порции передней двуглавой мышцы на прогиб сухожилия, но и напряжение задней двуглавой мышцы, работающей в уступающем режиме, тоже постепенно нарастает, особенно в наиболее ответственном разгонном периоде. По всей вероятности, на всем протяжении фазы опоры сохраняется тонус сокращения задней двуглавой мышцы, однако в разгонном периоде ее волокна удлиняются в силу их расположения, создавая особенно мощное натяжение сухожилия. У бизона (*Bison americanus*) *б—г* сокращается на всем протяжении фазы опоры, однако общий размах сокращения невелик, что позволяет удерживать достаточно большое напряжение в сухожилии мышцы. У тапира (*Tapirus americanus*) и жирафы (*Giraffa camelopardalis*) она сокращается в подготовительном периоде почти в такой же мере, как удлиняется в разгонном (табл. 7). Что касается проксимальной порции передней двуглавой мышцы, то, как говорилось выше, ее минимальные изменения в длину на протяжении фазы опоры вполне могут обеспечить напряжение краниального сухожилия передней двуглавой мышцы, на котором, кроме того, оканчивается широкая фасция бедра, напрягаемая m. tensor fasciae latae.

Таким образом, дистальная порция передней двуглавой мышцы бедра составляет ее рабочую часть, а обе остальные порции вместе с напрягателем фасции бедра играют вспомогательную роль, обеспечивая наиболее выгодные условия работы основной порции. Естественно ожидать, что у копытных эта часть окажется и наиболее мощной. И, действительно, дистальная порция передней двуглавой мышцы составляет 70—80% массы всей двуглавой мышцы бедра. Разная функция частей и порций двуглавой мышцы бедра у копытных возможна лишь при условии сращения их

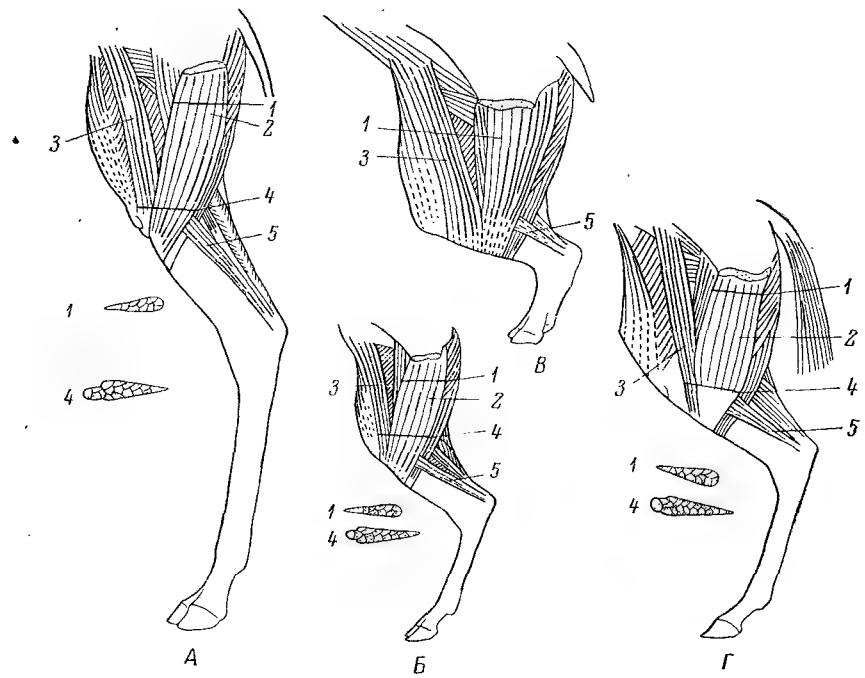


Рис. 107. Мышцы задних конечностей копытных (вид с медиальной стороны).

А — жирафа; *Б* — безоаровый козел; *В* — тапир; *Г* — кулан. *1—4* — m. gracilis: *1* — разрез в проксимальном конце, *2* — posterior, *3* — anterior, *4* — разрез в дистальном конце; *5* — сухожильная оттяжка к m. gastrocnemius.

в единое целое. Это явление тем интереснее, что дифференциация мышц на части возникает обычно одновременно с появлением разных функций частей мышцы, что в конце концов приводит к разделению мышцы на самостоятельные порции или головки.

У копытных обычно имеются две стройные мышцы. Передняя стройная мышца (m. gracilis anterior) начинается от фасции малой поясничной и большой поясничной мышц, иногда второй ножкой от крыла подвздошной кости.[13] Эта ножка прикрепляется медиальнее m. iliacus. Задняя

[13] M. gracilis anterior обычно именуют портняжной мышцей — m. sartorius (Ellenberger und Baum, 1893) — и во всех последующих изданиях (Климов, 1927, 1937; Янушевич, 1931; Гиндце, 1937; Садовский, 1953; Акаевский, 1961, и др.). Однако, как показал К. М. Гаспарян (1967), для настоящей портняжной мышцы (m. sartorius) характерны близкая связь с m. tensor fasciae latae и начало на подвздошной кости латеральнее m. iliacus. Наличие одновременно передней стройной мышцы и портняжной у ряда млекопитающих (Гамбарян, 1960) особенно ясно указывает на принципы, по которым можно проводить их гомологию, и поэтому я считаю правильнее именовать эту мышцу передней стройной, а не портняжной в силу ее начала, типичного для первой, а не для второй.

стройная мышца (m. gracilis posterior) начинается от симфиза таза и сухожильного зеркала аддукторов. Оканчиваются обе эти мышцы на проксимальном конце голени (рис. 107). От заднего края конечного сухожилия простирается соединительнотканный тяж к ахиллову сухожилию (рис. 107, *5*). Задняя стройная мышца по расположению близка к *б—д* и *б—е* (табл. 7), т. е. ее дистальные пучки в разгонном периоде фазы задней опоры у некоторых животных удлиняются, а проксимальные продолжают сокращаться. Более выгодное положение проксимальных пучков несомненно, поэтому у копытных наблюдается тенденция к перемещению задней стройной мышцы проксимально по голени. На поперечном срезе задней стройной мышцы видно, что у ее начала наиболее утолщенной частью будет задняя порция брюшка (рис. 107, *1*), а у ее конца, наоборот, передняя (рис. 107, *4*). К переднему краю задней стройной мышцы у ее окончания прирастает передняя стройная мышца (рис. 107, *3*). Начинаясь перед тазобедренным суставом, она у всех копытных в разгонном периоде фазы заднего отталкивания удлиняется, растягивая заднюю стройную мышцу. Активное действие задней стройной мышцы производится не только за счет сокращения ее мышечных волокон, но и за счет натяжения, передаваемого на нее передней стройной мышцей. Натяжение последней может передаваться и при сухожильном перерождении передней стройной мышцы. У копытных она сильно пронизана сухожильными волокнами и фактически находится на стадии сухожильного перерождения.

Полусухожильная мышца — m. semitendinosus (рис. 106, *4*) у большинства копытных близка по положению *а—г*, а у жирафы — *а—д* (табл. 7). Как следует из табл. 7, *а—г* в разгонном периоде фазы опоры продолжает сокращаться только у кулана и бизона, у жирафы *а—д* в этот период тоже сокращается. Интересно отметить, что у бизона (*Bison americanus*), у кулана (*Equus hemionus onager*), зебры (*Equus quagga chapmani*), близкой по движению к кулану, и у жирафы (*Giraffa camelopardalis*) эта мышца оказывается более мощной, чем у других копытных, составляя 6.0—8.3% веса мышц задней конечности (табл. 8), тогда как у других копытных — 2.6—5.9%.

Группа коротких заднебедренных мышц может быть подразделена на две подгруппы — проксимальную и дистальную. В проксимальную входят у копытных аддукторы (обычно у них имеется только один аддуктор, продукт слияния m. m. adductor brevis, adductor maximus, adductor longus; лишь изредка m. adductor longus отделен от остальной части). Кроме того, к проксимальной подгруппе относится квадратная мышца бедра (m. quadratus femoris) и гребешковая (m. pectineus). В дистальную подгруппу входят две полуперепончатые мышцы (m. m. semimembranosus anterior et posterior), которые обычно у копытных срастаются в один общий мускул. Проксимальная подгруппа от дистальной отличается расположением ее начала на седалищной кости: дистальная подгруппа начинается от самой каудальной части седалищной кости, проксимальная же значительно ближе к тазобедренному суставу. По своему окончанию проксимальная от дистальной подгруппы отличается тем, что дистальные мышцы прикрепляются к бедренной кости почти параллельно оси бедра, а проксимальные — под большим углом.

Сокращение коротких заднебедренных мышц в фазе опоры вызывает разгибание тазобедренного сустава с тем бо́льшей силой, чем дальше от центра сустава располагаются их начала и чем больше угол между ними и тазом приближается к прямому. Проксимальные мышцы обычно начинаются под мѐньшим углом к оси таза, а дистальные — почти под прямым углом. Абсолютный размах сокращения и удлинения волокон коротких заднебедренных мышц при сгибательно-разгибательных движениях в тазобедренном суставе увеличивается по мере сдвига окон-

чаний мышц дистальнее по бедренной кости. Естественно ожидать, что в группе коротких заднебедренных мышц в первую очередь будут усиливаться те мышцы, которые начинаются на седалищной кости более каудально и оканчиваются на бедре более дистально. К таковым у копытных относятся полуперепончатые мышцы (табл. 8).

Начинаются аддукторы у копытных от симфиза тазовых костей и сухожильного зеркала, простирающегося от симфиза дистально. К этому зеркалу справа и слева прикрепляются мышечные пучки, нередко мышечные пучки правой стороны проникают зубцами на левую, а левой на правую сторону, тем самым ликвидируя само зеркало и образуя как бы сращение правых и левых аддукторов. В подготовительном периоде фазы опоры они значительно удлиняются с тем, чтобы в разгонном периоде резко сократиться. Когда начинается подготовительный период второй конечности, обычно уже вступает в разгонный период ведущая конечность. Растяжение аддукторов в подготовительном периоде второй конечности тем самым увеличивает напряжение сокращающихся аддукторов ведущей конечности. Разгонный же период второй конечности начинается, когда возникает подтягивающий период фазы свободного перемещения ведущей конечности, во время которого сгибается тазобедренный сустав и тем самым увеличивается напряжение сокращающихся аддукторов второй конечности. Таким образом, сращение начала правых и левых аддукторов и стройных мышц между собой являются своеобразным приспособлением к увеличению напряжения их в самые ответственные периоды при беге.

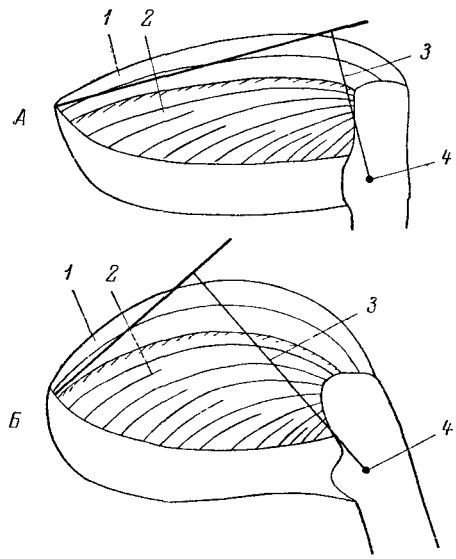


Рис. 108. Изменение угла приложения силы средней ягодичной мышцы в связи с напряжением малой ягодичной мышцы.

А — расслабленные мышцы; *Б* — напряженные мышцы; *1—2* — m. gluteus: *1* — medius, *2* — minimus; *3* — плечо рычага приложения силы; *4* — центр движения в тазобедренном суставе.

Группа ягодичных мышц (m. gluteus medius, m. gluteus minimus и m. piriformis) действует на разгибание тазобедренного сустава с тем большей силой, чем ближе к прямому угол между подвздошной костью и направлением начала пучков мышцы. Малая ягодичная и грушевидная мышцы располагаются под средней ягодичной мышцей, поэтому при сокращении малой ягодичной мышцы увеличивается ее выпуклость, вследствие чего возрастает плечо приложения силы пучков средней ягодичной мышцы от подвздошной кости (рис. 108) и повышается эффективность ее действия.

Косвенное влияние развития ягодичных или заднебедренных мышц на разгибание коленного сустава (см. принцип действия выше, стр. 76) может привести к тому, что при специализации в беге усиление ягодичных или заднебедренных мышц приводит к уменьшению мощности собственно разгибателей коленного сустава. Особенно часто такая зависимость у копытных наблюдается между усилением группы ягодичных мышц и ослаблением собственно разгибателей коленного сустава. По-видимому, объясняется это тем, что равнодействующая ягодичных мышц почти перпендикулярна оси бедра, а коротких заднебедренных мышц — почти параллельна ей. Естественно, что при таких условиях ягодичные

Относительный вес мышц задних

Мышцы	*Tapirus americanus*	*Equus quagga*	*Equus hemionus*	*Connochaetes gnou*	*Strepsiceros eudu*	*Taurotragus oryx*	*Saiga tatarica*	*Gazella subgutturosa*	*Rupicapra rupicapra*	*Ovis ammon*	*Ovis ammon polii*
m. gluteus medius . .	13.1	19.1	22.6	11.0	7.6	8.2	} 9.5	7.5	} 7.5	10.1	7.7
m. gluteus minimus * . .	1.2	2.2	0.9	2.1	1.5	2.4		0.9		1.7	2.0
Ягодичные	14.3	21.3	23.5	13.1	9.1	10.6	9.5	8.4	7.5	11.8	9.7
m. *pectineus*	1.4	1.0	0.8	1.0	1.5	1.6	1.2	1.7	1.4	1.5	1.4
m. adductor	4.0	3.8	3.7	5.3	4.4	} 18.7	4.6	4.5	7.1	7.4	6.8
m. semimembranosus . .	13.0	7.5	8.6	14.9	12.7		21.5	21.4	12.5	13.8	12.9
m. quadratus femoris . .	0.2	—	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	—	0.1	0.1	0.3
Короткие заднебедренные	17.2	11.3	12.5	20.3	17.3	18.9	26.3	25.9	19.7	21.3	20.0
m. biceps anticus . . .	10.2	15.3	14.3	} 19.9	16.8	} 16.9	} 15.4	14.8	12.1	13.5	} 15.8
m. biceps posticus . .	2.8	3.1	3.3		2.1			1.1	1.9	1.6	
m. semitendinosus . .	5.5	7.4	6.2	5.3	5.9	5.1	4.9	6.0	4.8	4.1	5.0
m. gracilis anticus . .	1.0	0.8	1.1	1.5	1.1	} 4.4	0.6	1.0	0.6	0.5	0.6
m. gracilis posticus	3.1	3.4	3.1	2.8	2.7		2.2	2.4	2.7	2.3	2.7
Длинные заднебедренные	22.6	30.0	28.0	29.5	28.6	26.4	23.1	25.3	22.1	22.0	24.1
Разгибатели тазобедренного сустава	54.1	62.6	64.0	62.9	55.0	55.9	58.9	59.6	49.3	55.1	53.8
m. vastus lateralis . .	7.0	4.5	5.1	6.6	7.9	6.7	7.6	7.7	8.4	7.7	8.0
m. vastus medialis ** . .	4.6	3.8	3.8	2.9	3.7	3.9	5.6	4.1	5.7	5.0	5.2
Разгибатели коленного сустава	11.6	8.3	8.9	9.5	11.6	10.6	13.2	11.8	14.1	12.7	13.2
m. gastrocnemius *** . .	3.3	2.2	3.2	3.5	4.6	5.0	4.1	3.6	6.3	5.7	4.8
m. psoas minor	0.6	1.0	0.9	0.9	0.8	0.6	1.2	0.9	1.4	1.3	1.3
m. iliopsoas	9.2	7.3	6.6	5.2	7.7	7.2	5.6	5.5	5.9	6.2	5.5
m. gluteus superficialis	} 6.3	1.9	1.7	} 2.8	3.7	3.0	2.5	2.7	3.5	3.7	3.3
m. tensor fascia latae . .		2.8	3.1								
m. obturator **** . . .	1.6	1.5	1.0	1.5	0.7	1.7	1.0	0.6	1.2	1.0	1.4
m. popliteus	0.8	0.8	0.6	0.7	0.7	1.0	0.7	0.6	0.9	0.6	0.9
m. rectus femoris . . .	5.9	6.1	5.4	4.6	6.6	6.3	5.1	8.3	7.2	6.4	6.5
m. plantaris	0.2	0.3	0.3	0.9	1.3	1.1	1.4	1.1	2.3	1.7	1.7
m. tibialis anterior . .	1.5	0.6	0.6	0.3	0.5	0.5	1.2	0.1	1.8	1.1	0.4
m. ext. digitorum longus	1.3	1.1	0.8	1.6	1.4	1.5	0.4	0.4	0.5	0.6	1.5
m. peroneus	0.2	0.4	0.3	1.2	0.8	1.0	1.3	1.0	1.2	1.1	1.9
m. m. fl. digitorum et tibialis posterior . . .	2.0	2.6	1.8	3.2	2.7	2.7	2.8	4.9	2.8	1.4	2.5

мышцы оказывают большее косвенное влияние на разгибание коленного сустава. Такая зависимость имеется и у парнокопытных, но особенно хорошо выражена у непарнокопытных. Так, у гну вес группы ягодичных мышц равен 13.1% веса мышц задней конечности, а у остальных парнокопытных — от 7.5 до 11.8%. Разгибатели же коленного сустава у гну

* m. gluteus minimus + m. piriformis.
** m. vastus medialis + m. vastus intermedius.
*** m. m. gastrocnemius lateralis + medialis.
**** m. m. obturator externus + internus.

Таблица 8

конечностей у копытных (в % к сумме весов мышц задней конечности)

Capra caucasica	*Capra aegagrus*	*Capra falconeri*	*Capra sibirica*	*Bos indicus*	*Phoëphagus mutus*	*Bison bonasus*	*Bison americanus*	*Capreolus capreolus*	*Cervus elaphus*	*Cervus nippon*	*Cervus dama*	*Rangifer tarandus*	*Giraffa camelopardalis*
8.5	9.2	14.5	8.2	9.4	8.3	8.8	9.2	5.8	8.4	6.3	8.3	8.0	5.8
1.8	2.6		1.5	1.9	2.7	1.7	1.5	1.4	1.1	1.5	2.4	1.7	1.7
10.3	11.8	11.5	9.7	11.3	11.0	10.5	10.7	7.2	9.5	7.8	10.7	9.7	7.5
1.7	1.6	1.4	1.5	1.4	1.6	1.6	1.6	0.9	1.3	1.4	1.6	1.4	1.6
6.2	5.7	7.9	6.4	7.8	14.6	5.6	5.2	6.5	3.9	4.2	5.4	5.1	6.3
10.0	11.1	8.9	10.8	13.6		11.5	13.0	16.9	13.0	13.8	12.4	17.0	7.8
0.3	0.3	0.2	0.3	0.2	0.5	0.2	0.2	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0.1
16.5	17.1	17.0	17.5	21.6	15.1	17.3	18.4	23.5	17.0	18.2	18.1	22.3	14.2
12.3	13.0	15.9	15.2	18.7	22.7	14.2	14.2	12.5	20.3	19.4	17.5	12.7	15.7
1.8	1.9					2.8	3.8					1.9	3.3
4.6	4.5	3.9	4.2	8.3	5.8	5.5	6.5	5.6	5.2	5.5	4.0	4.9	4.8
0.6	0.5	2.7	0.6	0.8	0.8	1.1	1.1	1.0	0.7	1.2	4.5	0.8	1.9
2.6	2.6		3.2	3.9	3.3	3.3	3.4	2.2	2.5	2.2		2.7	4.1
21.9	22.5	22.5	23.2	31.7	32.6	26.9	29.0	21.3	28.7	28.3	26.0	23.0	29.8
48.7	51.4	51.0	50.4	64.6	58.7	54.7	58.1	52.0	55.2	54.3	54.8	55.0	51.5
7.2	7.4	6.9	7.5	6.7	5.7	8.6	7.2	8.5	7.9	9.0	7.3	7.1	8.0
5.2	5.0	4.6	5.2	2.8	3.2	3.9	3.0	5.4	6.0	3.7	5.4	5.2	3.1
12.4	12.4	11.5	12.7	9.5	8.9	12.5	10.2	13.9	13.9	13.7	12.7	12.3	11.1
5.9	5.2	—	6.5	4.6	4.9	6.0	5.3	5.6	–	5.0	5.0	5.9	8.4
1.2	1.1	1.3	1.2	0.8	0.9	0.9	1.2	1.2	1.1	0.8	1.4	1.1	0.5
7.0	7.2	6.9	6.3	5.9	7.1	6.0	6.4	6.6	5.0	5.9	6.7	5.9	6.9
3.6	3.5	3.7	3.3	3.7	2.8	2.7	3.4	3.1	3.4	3.3	3.1	2.4	4.4
1.7	1.5	1.4	1.2	0.9	1.4	1.1	1.1	0.7	0.6	1.0	1.8	1.5	1.8
0.9	0.8	0.9	0.8	0.7	0.9	1.0	1.0	0.6	0.7	0.8	1.0	0.8	1.3
7.9	7.3	6.8	7.1	5.1	5.2	5.4	5.3	6.7	6.9	7.2	6.5	6.0	5.4
2.1	2.1	—	2.6	0.8	1.1	1.5	1.1	1.7	-	1.2	1.7	2.1	1.7
1.6	1.3	2.2	1.4	1.0	1.3	1.5	1.3	0.7	1.6	0.8	1.5	0.1	0.5
0.9	0.3		0.8	0.8	0.9	0.8	0.6	1.7	0.6	1.6	0.7	0.4	2.2
1.2	1.3	1.0	1.2	0.7	1.4	0.9	0.9	1.2	2.2	0.8	0.7	0.9	1.4
2.7	2.4	2.7	2.8	2.0	1.9	2.8	2.3	2.9	2.7	2.7	3.7	2.5	2.2

составляют 9.5% веса мышц задней конечности, а у остальных парнокопытных — от 10.6 до 13.9%.[14] У тапира вес ягодичной группы мышц составляет 14.3% веса мышц задних конечностей, а у высокоспециализированных в беге однокопытных — зебры, кулана и домашней лошади — по данным Удовина и Яншина (1951), — 21.3—23.5%. Что касается собственно разгибателей коленного сустава, то у тапира их вес равен 11.6% веса мышц задних конечностей, а у зебры и кулана — 8.3—8.9%.

[14] Исключение представляют приспособленные к полутяжелому типу бега: *Bos indicus* — 9.5%, *Phoëphagus mutus* — 8.9%, *Bison americanus* — 10.2%.

Группа собственно разгибателей тазобедренного сустава состоит из трех бедренных головок четырехглавой мышцы бедра m. m. vastus lateralis, vastus medialis et vastus intermedius. Из этих трех головок наибольший рычаг приложения силы для разгибания коленного сустава принадлежит латеральной головке четырехглавой мышцы бедра, начинающейся у копытных от переднего края проксимального конца большого вертела бедренной кости [только у тапира, аналогично остальным млекопитающим, небольшая часть пучков латеральной головки начинается и от латеральной губы бедренной кости (Гамбарян, 1964)]. Кроме того, латеральная головка четырехглавой мышцы бедра прикрепляется к бедру под углом в 40—50°, в то время как остальные головки— под углом в 10—20°. Естественно, что из собственно разгибателей коленного сустава латеральная головка оказывается наиболее сильно развитой (табл. 8).

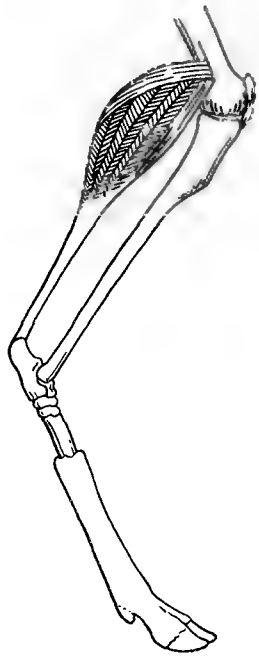


Рис. 109. Структура икроножной мышцы жирафы.

Разгибатели голеностопного сустава распадаются на две группы мышц: икроножную и собственно разгибатели голеностопного сустава. Икроножные мышцы: m. gastrocnemius lateralis, m. gastrocnemius medialis et m. soleus, при нижней опоре должны влиять на сгибание коленного сустава, однако сила разгибания коленного сустава значительно превалирует над силой икроножных мышц и поэтому в стадии опоры они представляют собой основные разгибатели голеностопного (скакательного) сустава. Сгибатели пальцев (m. fl. digitorum longus, m. fl. hallucis longus, m. tibialis posterior) при нижней опоре будут собственно разгибателями скакательного (голеностопного) сустава. Однако если икроножные мышцы вследствие разгибания коленного сустава и под действием собственного сокращения влияют на разгибание голеностопного сустава, приподымая пяточный бугор, что выгодно для передачи толчка туловищу, то сгибатели пальцев должны влиять на оттягивание проксимального конца голени назад, что невыгодно для передачи толчка туловищу. Поэтому угол отхождения сгибателей пальцев от голени очень мал, и их тяга распространяется почти вдоль длинной оси голени, а тем самым их напряжение влияет почти исключительно на сопротивление чрезмерному разгибанию пальцевых суставов в подготовительном периоде стадии задней опоры и на сгибание пальцев в стадии свободного переноса конечностей.

Развитие икроножных мышц у копытных в значительной мере зависит от степени взаимосвязи сгибательно-разгибательных движений в коленном и голеностопном суставах. В случае глубокой автоматической связи этих движений икроножные мышцы перестраиваются на так называемые мышцы-связки, что обычно сопровождается уменьшением их относительного веса. Так, у однокопытных, у которых из-за специализации в беге заметно увеличивается длина стопы, чем увеличивается и сила, стремящаяся согнуть голеностопный сустав, икроножные мышцы по сравнению с тапиром даже несколько ослаблены, а не усилены, как этого следовало бы ожидать (составляет 3.2% веса мышц задних конечностей при 3.3% у тапира). Аналогичное некоторое ослабление икроножных мышц наблюдается и у скоростных парнокопытных (табл. 8). Так, у гну вес икроножных мышц составляет 3.5% веса мышц задних конечностей, у сайги — 4.1%, у прыжковых же копытных (баранов и коз) —

от 4.8 до 5.7%. У жирафы выпрямленное положение коленного сустава на протяжении всей стадии задней опоры снимает влияние разгибания коленного сустава на разгибание голеностопного. Поэтому у жирафы наблюдается увеличение мощности икроножных мышц, которые у нее составляют 8.4% веса мышц задней конечности при 3.2 до 6.0% у других копытных (табл. 8). Одновременно у жирафы икроножная мышца претерпевает глубокую структурную перестройку, становясь многоперистой, что повышает скорость сокращения и силу этой мышцы (рис. 109).

ТИПЫ СООТНОШЕНИЯ СЕГМЕНТОВ СКЕЛЕТА ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Рассмотрим роль передних конечностей в движении копытных. После окончания стадии растянутого полета при легком латеральном и диагональном галопе передние конечности принимают на себя тяжесть тела, а мышцы плечевого пояса протягивают туловище между конечностями, обеспечивая ему скорость, необходимую для возникновения стадии перекрещенного полета, которая появляется и при меньших скоростях движения (тяжелый и замедленный галоп).

В фазе опоры с момента приземления передних конечностей до их отрыва, аналогично работе задних конечностей, имеются подготовительный и разгонный периоды. В подготовительном периоде разгибаются пальцевые и пястно-пальцевые суставы, а иногда и кистевой сустав, сгибаются локтевой и плечевой суставы, а туловище проходит между передними конечностями вперед и вниз. В разгонном периоде разгибаются плечевой и локтевой суставы, сгибаются пальцевые, пальцепястные и кистевой суставы, а туловище протягивается между конечностями вперед и вверх. Само движение туловища в подготовительном периоде стремится согнуть плечевой и локтевой суставы, в связи с чем разгибатели этих суставов с самого начала стадии передней опоры находятся в напряженном состоянии, первоначально стремясь сократить скорость сгибания, а затем активно разгибая эти суставы. Поэтому наиболее нагружены среди мышц передних конечностей разгибатели плечевого и локтевого суставов и мышцы, протягивающие туловище между конечностями (m. anconeus longus, m. endopectoralis, m. latissimus dorsi, m. brachiocephalicus и др.).

Как и анализ соотношений длин сегментов задних конечностей, анализ относительных величин сегментов скелета передних конечностей у копытных (табл. 9) показывает ряд направлений их изменений, связанных с приспособлением к разным формам бега. Сравнение относительных величин сегментов передних конечностей непарнокопытных, приспособленных к таранному и скоростному бегу, отчасти отражает филогенетические пути их изменения. Как уже говорилось (стр. 121), строение скелета у тапира весьма сходно с таковым предков однокопытных.[15] У однокопытных (*Equus hemionus* и *E. quagga*) по сравнению с тапиром (*Tapirus americanus*) заметно удлинены кисть и предплечье, что ведет к общему увеличению относительной длины конечностей, которому не препятствует даже некоторое сокращение величины плеча. Интересно отметить, что у более тяжелой зебры уже намечается обратное сокращение кисти и предплечья, столь характерное для некоторых вымерших тяжелых однокопытных (Gregory, 1912).

Рассматривая соотношения относительных длин сегментов скелета передних конечностей у парнокопытных, можно отметить большое сход-

---

[15] Подробнее о соотношении костно-мышечной системы непарнокопытных см. в моей специальной статье (Гамбарян, 1964).

ство типа их изменений с разобранными выше типами соотношений сегментов скелета задних конечностей. Так, приспособление к скоростному типу бега ведет к сокращению длин сегментов передних конечностей. Наблюдается это у группы оленей, из которых наименьшие длины предплечья и кисти отмечаются для северного оленя (*Rangifer tarandus*) — 115.1% длины поясничных и грудных позвонков при 117.1—131.6% у других оленей. Кисть, так же как и стопа, претерпевает вторичное сокращение при увеличении массы тела. У марала, который в 1.5 раза больше северного оленя, относительные размеры кисти меньше, чем у северного оленя (табл. 9). Аналогичные изменения соотношений сегментов при приспособлении к скоростному типу бега наблюдаются у полорогих. Сравнение дзерена, сайги и джейрана (первые два приспособлены к скоростному типу бега, в то время как джейран имеет элементы прыжково-скоростного типа бега) показывают, что у джейрана относительная длина передней конечности значительно больше, чем у дзерена и сайги. Особенно увеличиваются у него индексы кисти (у *Gazella subgutturosa* длина кисти составляет 56.3% длины поясничного и грудного отделов позвоночника, у *Gazella gutturosa* — 43.6%, а у *Saiga tatarica* — 44.0%). У приспособленных к скоростному типу бега полорогих также наблюдается укорочение кисти при увеличении массы тела. У гну индекс кисти равен 40.0% длины поясничного и грудного отделов позвоночника, а у канны даже 38.2%, тогда как у дзерена и сайги эти показатели значительно выше (табл. 9). Дальнейшее вторичное сокращение сегментов скелета передних конечностей наблюдается и у животных, приспособленных к полутяжелому типу бега, сумма длин сегментов передней конечности у которых составляет менее 100% длины поясничного и грудного отделов позвоночного столба, возвращаясь по своим показателям к величинам, близким к таковым примитивных тапиров. Грегори (Gregory, 1912) показал, что

Таблица 9

Изменение относительных размеров сегментов передних конечностей копытных в связи с приспособлением к разным формам бега

Вид	Относительные размеры сегментов					Абсолютная длина (а+б+в), в мм
	плечо (а)	предплечье (б)	кисть (в)	лопатка	сумма (а + б + в)	
Tapirus americanus	29.1	35.8	28.0	33.1	92.9	
Equus quagga chapmani	27.4	39.6	41.0	33.0	108.0	970
E. hemionus onager	28.0	43.8	45.0	31.7	116.8	
Connochaetes gnou	26.0	42.2	40.0	—	108.2	860
Taurotragus oryx	27.6	35.5	38.2	36.7	101.3	1280
Saiga tatarica	26.0	39.3	44.0	28.8	109.3	572
Gazella gutturosa	24.6	35.1	43.6	—	103.3	603
G. subgutturosa	27.4	41.5	56.3	31.0	125.2	750
Ovis ammon polli	29.0	45.0	48.0	33.2	122.0	680
Capra aegagrus	30.6	42.2	39.0	33.0	111.8	645
Bison bonasus	28.6	36.8	31.8	39.8	97.2	1152
B. americanus	28.0	35.5	30.0	38.1	93.5	1140
Cervus elaphus sibiricus	28.5	42.6	43.3	34.0	114.4	1028
C. elaphus elaphus	31.2	45.3	45.0	34.6	121.5	922
C. dama	29.0	42.0	47.0	32.0	118.0	751
Capreolus capreolus	33.2	45.4	53.0	31.3	131.6	674
Moschus moschiferos	34.8	43.3	52.2	27.3	130.3	550
Rangifer tarandus	29.4	42.4	43.3	31.8	115.1	836
Giraffa camelopardalis	48.5	83.0	94.0	56.0	225.5	2320

Примечание. В табл. дано процентное отношение к сумме длин поясничного и грудного отделов позвоночника.

в естественных филогенетических рядах копытных наблюдается удлинение кисти с последующим ее сокращением при повышении массы тела животного; это аналогично описанному мною на сравнительно-анатомических рядах.

Большое увеличение всех сегментов передних конечностей у жирафы вызвано приспособлением к питанию листьями деревьев, а механика движения жирафы перестраивается в связи с удлинением сегментов их конечностей, а не наоборот, как у других копытных, у которых механика движения обусловливает тип соотношения сегментов конечностей.

РАБОТА МЫШЦ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Как уже говорилось, в стадии передней опоры наиболее нагружены мышцы, протягивающие туловище между конечностями, и разгибатели плечевого и локтевого суставов.

К мышцам, протягивающим туловище между конечностями, относится ряд групп: — грудные (m. m. ectopectoralis, endopectoralis, sternoscapularis — рис. 67, *1—3*), грудная часть зубчатой вентральной (m. serratus ventralis pars thoracalis — рис. 67, *8*), широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi — рис. 67, *4*), спинная часть трапециевидной (m. spinotrapezius — рис. 67, *5*). Из группы грудных мышц наиболее выгодно для протягивания туловища между конечностями располагается глубокая грудная мышца, которая начинается от каудальных сегментов грудной кости и мечевидного отростка и оканчивается на проксимальной части гребня большого бугра, на большом и малом буграх плечевой кости и нередко на коракоидном отростке лопатки. В связи с таким расположением пучки этой мышцы направляются почти горизонтально сзади наперед. Наружная грудная мышца обычно делится на две порции: краниальную и каудальную. Первая начинается от рукоятки грудины и оканчивается на фасции предплечья. Вторая начинается от первых двух сегментов грудной кости и оканчивается на гребне большого бугра плечевой кости. По направлению пучков обе части, особенно вторая, располагаются почти поперечно к туловищу и поэтому не могут оказывать существенного влияния на протягивание его между конечностями. Они главным образом препятствуют опусканию туловища вниз. M. sternoscapularis начинается всегда на хряще первого ребра, а иногда и на рукоятке грудины. Оканчивается обычно эта мышца в области фасции предостной мышцы, а при своем незначительном развитии — в области сухожильной перемычки между ключичными частями дельтовидной и трапециевидной мышц. Если она сильно развита, то может оказывать большое влияние на разгибание плечевого сустава, а при выдвижении конечностей вперед (подготовительный период фазы опоры) может участвовать и в протягивании туловища между конечностями.

Отдельные пучки грудной порции вентральной зубчатой мышцы берут начало на ребрах — с III по IX (X). Все эти зубцы сходятся к позвоночному краю лопатки, где и заканчиваются. Чем краниальнее расположены пучки этой мышцы, тем больше их роль в удержании туловища между конечностями. Чем каудальнее расположены зубцы, тем больше их роль в протягивании туловища между конечностями. Широчайшая мышца спины начинается на остистых отростках с V по последний грудной позвонок, а также на поясничной фасции и имеет несколько реберных зубцов на VIII—X ребре. Оканчивается она двумя ножками: на гребне малого бугра плечевой кости вместе с круглой большой мышцей (m. teres major) и вместе с panniculus carnosus на гребне большого бугра плечевой кости. Чем каудальнее прикреплены пучки этой мышцы, тем больше преобладание горизонтальной слагающей ее тяги над вертикальной. Спинная

часть трапециевидной мышцы начинается от остистых отростков с V по XIII грудной позвонок и оканчивается на бугре ости лопатки. Наиболее каудальные ее пучки особенно выгодны для протягивания туловища между конечностями. Взаимодействие всех приведенных выше мышц при одновременном сгибательно-разгибательном движении в плечевом и локтевом суставах в фазе опоры должно обеспечить плавное продвижение туловища вперед между конечностями. К разгибателям плечевого сустава относятся как собственно разгибатели плечевого сустава — предостная и заостная [16] мышцы, так и мышцы, оказывающие косвенное действие на разгибание плечевого сустава — шейная часть трапециевидной, ромбовидной, шейная часть вентральной зубчатой, грудино-лопаточная. Последняя не только влияет на протягивание туловища между конечностями, но и одновременно облегчает разгибание плечевого сустава. Одновременно с разгибанием плечевого сустава обычно разгибается и локтевой. При этом двуглавая мышца плеча (основной сгибатель локтевого сустава) также включается в разгибание плечевого сустава.

Предостная мышца (m. supraspinatus, рис. 67, *14*) начинается во всей предостной ямке, иногда проникая отчасти и в переднюю часть заостной ямки, например у тапира (Гамбарян, 1964), и оканчивается на проксимальном конце большого бугра плечевой кости. Заостная мышца (m. infraspinatus, рис. 67, *15*) начинается в заостной ямке лопатки и оканчивается непосредственно дистальнее предыдущей на большом бугре плечевой кости. Шейная часть трапециевидной мышцы (m. acromiotrapezius, рис. 67, *6*) начинается на выйной связке и первых двух-четырех остистых отростках грудных позвонков и оканчивается на ости лопатки на протяжении от бугра ости и до акромиального отростка. Шейная часть зубчатой вентральной мышцы (m. serratus ventralis pars cervicalis, рис. 67, *9*) начинается на поперечнореберных отростках со II по VII шейные позвонки и на первых двух-трех ребрах и оканчивается на краниальном углу лопатки. Ромбовидные мышцы (m. m. rhomboideus cervicalis et rhomboideus thoracalis, рис. 67, *7*) начинаются под шейной частью трапециевидной мышцы, на выйной связке и на первых трех-пяти остистых отростках грудных позвонков, а оканчиваются на позвоночном крае лопатки. Грудино-лопаточная мышца описана выше (стр. 139). Двуглавая плеча (m. biceps brachii, рис. 67, *16*) начинается на бугре лопатки и оканчивается на проксимальном конце локтевой кости.

К разгибателям локтевого сустава относятся как собственно разгибатели последнего, так и мышцы, косвенно обслуживающие разгибание локтевого сустава. К собственно разгибателям локтевого сустава относятся все три головки трехглавой мышцы плеча, а также напрягатель фасции предплечья и малые локтевые мышцы. Косвенно на разгибание локтевого сустава действует комплексная плечеголовная мышца и широчайшая мышца спины.

Трехглавая мышца плеча (m. triceps brachii, рис. 67, *11—13*) начинается длинной головкой (m. anconeus longus) на каудальном крае лопатки, латеральной головкой (m. anconeus lateralis) на гребне большого бугра плечевой кости, медиальной головкой (m. anconeus medialis) на медиальной губе плеча и его волярной поверхности. Все три головки оканчиваются на олекранопе локтевой кости. Напрягатель фасции предплечья (m. dorsoepitrochlearis) начинается на каудальном крае лопатки и широчайшей мышце спины и оканчивается почти целиком на верхушке олекранона

[16] Во многих руководствах принято считать, что заостная мышца представляет собой абдуктор, а не экстензор плечевого сустава (Климов, 1955; Акаевский, 1961, и мн. др.). Если это справедливо для человека, то у копытных заостная мышца, оканчиваясь выше оси плечевого сустава, будет в основном разгибателем, а не абдуктором плечевого сустава.

и лишь отчасти спускается с нее по фасции предплечья. Малая локтевая мышца (m. epitrochleoanconeus) начинается или на медиальном надмыщелке плечевой кости (m. epitrochleoanconeus medialis), или на латеральном надмыщелке (m. epitrochleoanconeus lateralis), оканчивается же на верхушке олекранона.

Плечеголовная мышца (m. brachiocephalicus, рис. 67, *10*) начинается на краниальной трети выйной связки и затылочном гребне в виде ключичной части трапециевидной мышцы (m. clavotrapezius), на сосцевидном отростке височной кости, в виде ключичной части грудино-ключично-сосцевидной мышцы (m. clavomastoideus) и на поперечнореберных отростках II—IV шейных позвонков, в виде атлантолопаточной мышцы (m. atlantoscapularis).[17] Оканчивается она на соединительнотканной перемычке — гомологе ключицы, на которой берет начало ключичная часть дельтовидной мышцы (m. clavodeltoideus), в свою очередь оканчивающаяся на гребне большого бугра плечевой кости и дорзальном крае плеча. M. atlantoscapularis, пересекая пучки m. clavotrapezius, отчасти оканчивается на фасции плечевого сустава в области акромиального отростка лопатки. Широчайшая мышца спины была описана выше (стр. 139).

Работу мышц передних конечностей и плечевого пояса, как уже указывалось выше (стр. 77), следует рассматривать в двух фазах движения: свободного переноса и опоры. Каждую из фаз в свою очередь необходимо делить на два периода: первую — на подтягивающий и установочный, а вторую — на подготовительный и разгонный (рис. 54). На протяжении этих двух фаз дважды происходит разгибание и сгибание всех суставов свободной передней конечности. При этом на фазу свободного переноса приходится три момента перехода из сгибательных в разгибательные движения, а на фазу опоры — только один. В фазе свободного переноса вся конечность с передним поясом из крайне заднего положения перемещается в переднее положение. При этом на фазу свободного переноса приходится как самое крайнее заднее, так и самое крайнее переднее положение конечности по отношению к туловищу, так как после окончания фазы опоры передняя конечность в воздухе еще небольшое время продолжает оттягиваться назад перед началом ее заноса вперед, а перед приземлением конечность успевает несколько оттянуться назад по отношению к туловищу. Выгода такой работы несомненна, так как до самого последнего момента фазы опоры конечность активно толкает туловище, а перед приземлением конечность несколько замедляет свое продвижение вперед, перемещаясь по отношению к туловищу назад и вниз, тем самым обеспечивая более плавное соприкосновение с землей.

Наиболее нагружена фаза опоры, на всем протяжении которой основными рабочими элементами будут, как говорилось выше, мышцы, протягивающие туловище между конечностями, и разгибатели плечевого и локтевого суставов.

Своеобразные условия работы мышц передних конечностей возникают у жирафы. У жирафы проксимальный конец лопатки на протяжении всего цикла движения почти не меняет своего положения по отношению к туловищу, что обеспечивается действием вентральной зубчатой мышцы. Обычно у копытных вентральная зубчатая мышца (m. serratus ventralis) имеет 9—10 реберных пучков и 5, реже 6, шейных зубцов. От ребер зубцы отходят на уровне реберных хрящей, и их прикрепление на ребрах простирается на треть, реже на половину протяжения всего ребра. Более обширная площадь прикрепления реберных зубцов обычно находится

---

[17] Обычно ее не выделяют как самостоятельную мышцу, ибо она сильно срастается с m. clavotrapezius. Однако и по началу, и по окончанию она несомненно гомологична m. atlantoscapularis.

на ребрах со II по IV. Эта средняя часть зубчатой вентральной мышцы у копытных и несет основную нагрузку по удержанию туловища между конечностями, в то время как передние шейные пучки работают на разгибание плечевого сустава, а задние грудные на протягивание туловища между конечностями. Обычно мощность шейной части этой мышцы у копытных мало уступает мощности ее грудной части, составляя 35—45% веса всей мышцы целиком. Оканчивается зубчатая вентральная мышца на медиальной поверхности позвоночного края лопатки, образуя на краниальном и каудальном углах лопатки заметно расширенные окончания, что облегчает как функцию разгибания плечевого сустава, так и функцию протаскивания туловища между конечностями. У жирафы зубчатая мышца имеет 11 реберных пучков и только два шейных. Шейная часть вентральной зубчатой мышцы жирафы составляет не более 12% веса всей мышцы. Начинаются реберные пучки на 11—37 см проксимальнее реберных хрящей и простираются по ребру вплоть до реберного бугорка. Только на IX, X и XI ребрах зубцы немного не доходят до реберного бугорка. Т. о. у жирафы, в противоположность всем остальным копытным, реберные зубцы вентральной зубчатой мышцы занимают не дистальную, а проксимальную половину — $^2/_3$ ребра. От реберных бугорков к позвоночному краю лопатки жирафы простираются сухожильные зеркальца. Особенно хорошо развиты они на поверхностях с III по VII реберный зубец. На позвоночном крае лопатки прикрепление вентральной зубчатой мышцы не образует двух утолщенных частей ни с краниальной, ни с каудальной стороны. Длина сухожильных зеркалец очень незначительна, что мешает переднезаднему перемещению позвоночного края лопатки по отношению к позвоночнику, но не препятствует отведению дистального конца лопатки в сторону, что так необходимо жирафе при водопое и захватывании пищи с земли. Относительная неподвижность позвоночного края лопатки у жирафы приводит к тому, что активное действие на протягивание туловища между конечностями, характерное для этой мышцы копытных, у жирафы замещается пассивной ролью фиксатора туловища между конечностями. Поэтому ее относительный вес у жирафы составляет 7.5% веса мышц передних конечностей, а у других копытных он составляет от 12.3 до 16.0%.

Фиксация туловища между лопатками у жирафы меняет условия работы мышц передней конечности, так как во время прыжковых аллюров туловище удерживается между конечностями сухожильно-мышечным аппаратом вентральной зубчатой мышцы. Поэтому ряд мышц переднего пояса может работать исключительно на протягивание туловища между конечностями. При этом общая нагрузка на них уменьшается. Так, например, m. endopectoralis, основная мышца, протягивающая туловище между конечностями, у жирафы несколько ослабляется. Вес ее составляет 6.9% веса мышц передних конечностей при 7.6—14.2% у остальных копытных. Одновременно бóльшая нагрузка ложится на m. ectopectoralis, работающий при поднятии туловища жирафы после поедания травы или водопоя. Поэтому названная мышца у жирафы развита сильнее, чем у остальных копытных. Вес ее составляет 9.5% веса мышц передних конечностей при 2.6—5.3% у остальных копытных.

У копытных с нефиксированной лопаткой в фазе передней опоры большая нагрузка ложится на мышцы, поддерживающие и протягивающие туловище между конечностями, в равной мере и при необходимости скорого движения и при беге с крутыми траекториями прыжков. Поэтому отметить специфические различия в их развитии у копытных, приспособленных к разным типам бега, затруднительно.

Разгибание и сгибание плечевого и локтевого суставов у копытных в значительной мере взаимосвязаны. Связь эта осуществляется не только

антагонистическим действием длинной головки трехглавой мышцы плеча и двуглавой мышцы плеча, но и рядом других мышц. Напряжение двуглавой мышцы одновременно сгибает локтевой и разгибает плечевой суставы, а длинной головки трехглавой мышцы, наоборот, сгибает плечевой и разгибает локтевой суставы (рис. 110). Однако обычно разгибаются и сгибаются оба эти сустава вместе. Обеспечивается это следующим образом. В подготовительный период фазы опоры под влиянием тяжести тела, стремящегося продвинуться вперед между конечностями, сгибаются локтевой и плечевой суставы силой, преодолевающей действие их разгибателей. Постепенно разгибатели этих суставов затормаживают их сгибание, и начинается активное разгибание плечевого и локтевого суставов в разгонном периоде фазы опоры. При этом сила разгибателей плечевого сустава (ромбовидные шейные порции вентральной зубчатой и трапециевидной, предостная и заостная мышцы) оказывается большей, чем сила напряжения длинной головки трехглавой мышцы плеча, а сопротивление двуглавой мышцы плеча разгибанию локтевого сустава уменьшается в связи с разгибанием плечевого сустава.

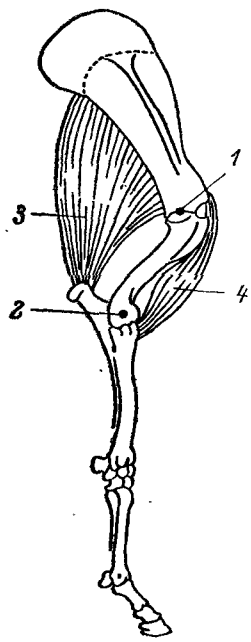


Рис. 110. Зависимость работы плечевого и локтевого суставов лошади от действия двусуставных мышц—антагонистов этих суставов.

Точки вращения в: 1 — плечевом; 2 — локтевом суставах; 3 — m. anconeus longus; 4 — m. biceps brachii.

Работа длинной головки трехглавой мышцы как двусуставной зависит от совместного движения в обоих суставах. В подготовительном периоде фазы передней опоры у всех копытных происходит сокращение этой мышцы на 11—47%. При этом максимальному уменьшению длины подвержены наиболее проксимальные пучки, которые укорачиваются заметно сильнее, чем дистальные. Наибольшее сокращение длинной головки трехглавой мышцы плеча имеет место у непарнокопытных, а из парнокопытных — у прыжково-скоростных и скоростных форм. У копытных, приспособленных к полутяжелой форме бега, эта мышца в подготовительном периоде фазы опоры сокращается всего на 11—12%, у жирафы — на 8% при 23—47% у других копытных. В разгонный период фазы опоры длина этой головки трехглавой мышцы плеча у жирафы остается неизменной, в то время как у прочих копытных она возрастает на 6—33%.

Действие двусуставных мышц выгодно, если в подготовительный период фазы опоры она сокращается незначительно, а в разгонный период не удлиняется. Этим условиям работы длинной головки трехглавой мышцы она отвечает из копытных только у жирафы. Естественно ожидать, что и развитие этой головки у жирафы должно быть бо́льшим, чем у остальных копытных. И, действительно, если вес длинной головки трехглавой мышцы плеча у жирафы составляет 14.6% веса мышц передних конечностей, то у прочих копытных — только от 8.1 до 11.8%.

Разгибание плечевого сустава производится за счет собственных разгибателей плеча (предостная и заостная мышцы) и мышц, косвенно влияющих на это движение (мышцы плечевого пояса). Интересно отметить, что мощность разгибательного движения плечевого сустава может зависеть от развития разных мышечных компонентов. Так, у однокопытных и гну мощность заостной и предостной мышц оказывается небольшой. Суммарный вес этих двух мышц у них составляет 9.1—9.8% веса мышц передних

Мышцы	*Tapirus americanus*	*Equus quagga*	*Equus hemionus*	*Connochaetes gnou*	*Strepsiceros eudu*	*Taurotragus oryx*	*Saiga tatarica*	*Gazella subgutturosa*	*Rupicapra rupicapra*	*Ovis ammon*
m. brachiocephalicus[1]	7.1	8.3	9.9	7.1	6.6	4.5	4.5	7.1	6.2	5.5
m. trapezius	3.9	2.3	1.8	4.9	3.7	2.1	2.3	3.3	2.0	2.0
m. rhomboideus . .	2.1	2.6	2.6	5.8	2.4	2.1	3.1	2.9	3.2	1.8
m. latissimus dorsi	5.0	5.6	5.7	7.7	6.7	5.3	9.4	9.3	4.3	5.9
m. sternomastoideus	3.8	2.3	2.4	1.5	1.0	1.8	1.5	2.8	0.9	1.6
m. ectopectoralis . .	3.3	4.3	5.9	4.8	4.4	5.3	2.9	3.5	3.3	4.3
m. endopectoralis . .	7.6	7.9	8.9	14.2	8.6	10.1	11.2	9.9	11.4	10.2
m. sternoscapularis .	6.3	6.0	4.2	—	—	0.5	0.2	–	0.2	0.1
m. serratus ventralis	11.8	11.4	11.3	12.3	14.9	13.2	13.6	14.5	14.2	15.3
m. deltoideus . . .	0.9	1.7	1.7	1.3	1.8	2.1	1.3	1.3	1.5	1.3
m. supraspinatus . .	6.6	4.5	4.7	4.5	7.4	7.2	7.2	6.6	8.2	8.9
m. infraspinatus . .	5.7	5.1	5.1	4.6	7.2	6.7	7.5	6.7	6.9	8.8
m. subscapularis . .	3.7	3.1	3.9	3.2	2.6	3.7	3.9	3.6	3.9	3.0
m. teres major . .	2.2	1.8	1.8	1.8	2.1	1.7	2.6	2.3	2.3	2.3
m. teres minor . .	0.3	0.4	0.5	0.2	0.6	0.7	0.3	0.3	0.5	0.5
m. coracobrachialis .	0.3	0.3	0.6	0.4	0.6	0.7	0.3	0.4	0.5	0.4
m. anconeus longus .	10.5	11.8	10.0	11.8	9.3	10.4	11.0	10.1	9.4	9.8
m. anconeus lateralis	3.2	2.2	2.6	2.2	3.2	3.4	2.4	2.5	4.3	3.2
m. anconeus medialis[2]	1.8	1.6	0.6	0.3	0.7	2.0	0.9	0.7	2.0	1.3
m. dorsoepitrochlearis	2.4	1.5	0.9	—	0.5	—	0.9	1.1	0.4	0.9
m. biceps brachii . .	1.6	2.5	2.3	2.1	2.7	3.0	2.0	1.6	2.3	1.8
m. brachialis	2.2	1.7	1.8	1.4	1.9	2.5	1.5	1.2	1.8	1.5
m. ext. carpi radialis	1.9	2.6	2.6	2.0	2.7	3.0	2.2	1.6	2.9	2.1
m. ext. digitorum[3] . .	1.3	1.0	1.4	0.8	1.0	1.4	1.0	0.9	1.4	0.9
m. ext. carpi ulnaris	0.7	0.8	1.2	0.8	1.4	1.5	1.6	1.2	1.6	1.5
m. fl. carpi ulnaris	0.3	0.8	1.0	0.5	0.6	0.8	0.7	0.8	0.9	1.1
m. fl. carpi radialis	0.4	0.5	0.1	0.2	0.5	0.5	0.3	0.2	0.3	0.4
m. fl. digitorum[4] . .	2.8	2.6	2.9	3.1	4.7	4.8	3.5	2.9	4.6	3.2

[1] m.m. clavotrapezius + omotransversarius + clavodeltoideus + clavomastoideus.
[2] m. anconeus medialis + m. epitrochleoanconeus.
[3] m.ext. digitorum communis + m. ext. digitorum lateralis.
[4] m. digitorum sublimis+ m. fl. digitorum profundus.

конечностей, а у остальных копытных — от 12.3 до 17.7%. Вместо развития предостной и заостной мышц у непарнокопытных усиливается грудино-лопаточная, а у гну — ромбовидные мышцы (табл. 10).

ПУТИ И ПРИЧИНЫ ПЕРЕСТРОЙКИ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ У КОПЫТНЫХ

Как уже рассматривалось, среди асимметричных аллюров механически наиболее выгодны разные формы галопа. В настоящее время трудно определить, почему предки парно- и непарнокопытных освоили галоп. Мне кажется вероятным, что выработка этих аллюров у них была связана с наиболее экономичным способом перепрыгивания через препятствия в лесных, исходных для всех копытных местах обитания.

Особенности органов движения современных копытных определяются историческими путями специализации к наиболее быстрому передвижению в соответствующих условиях обитания. Немалое значение для них имеют и различия в величине тела, а иногда строение некоторых представителей этих отрядов определяется в основном способом добывания пищи. Однако

Таблица 10

передних конечностей у копытных (в % к сумме весов мышц передней конечности)

Ovis orientalis	*Capra sibirica*	*Capra aegagrus*	*Capra caucasica*	*Capra falconeri*	*Phoëphagus mutus*	*Bison bonasus*	*Bison americanus*	*Capreolus capreolus*	*Cervus elaphus*	*Cervus nippon*	*Cervus dama*	*Rangifer tarandus*	*Giraffa camelopardalis*
7.3	8.1	7.3	6.9	7.0	6.0	5.4	6.3	8.5	6.0	6.1	7.7	6.2	5.1
2.6	2.5	2.3	2.2	2.3	6.6	3.6	3.5	2.2	3.0	2.0	1.7	2.6	0.3
1.9	2.7	2.8	2.7	2.3	5.5	5.4	5.9	3.4	2.5	2.6	3.4	4.2	1.3
5.8	4.5	6.0	5.3	5.5	5.7	6.5	7.3	6.9	7.3	7.4	8.6	6.3	5.5
1.6	1.9	1.4	1.3	1.5	0.7	0.7	0.9	3.3	—	1.4	1.5	2.0	0.8
4.0	3.7	4.5	4.0	3.7	4.7	3.5	5.3	2.7	2.6	4.1	3.0	3.6	9.5
11.0	10.7	9.9	10.3	10.2	11.1	11.7	12.1	10.6	13.0	9.6	10.7	12.1	6.9
0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	—	0.1	0.1	—	—	—	—	0.2	—
15.4	15.6	14.1	15.8	16.2	15.8	16.0	15.0	14.1	14.0	14.4	12.6	14.8	7.5
1.5	1.8	1.6	1.7	1.8	1.7	1.7	1.7	1.1	1.6	1.3	1.6	1.4	2.5
8.2	7.7	8.2	7.9	7.8	5.8	5.9	5.3	6.9	7.6	7.7	7.7	5.9	4.5
8.1	7.1	7.0	7.8	7.3	6.7	6.8	6.1	6.5	8.2	6.7	7.8	6.5	4.6
3.7	3.2	3.3	4.0	3.3	4.9	3.3	3.3	3.0	3.3	3.0	4.5	4.0	3.5
1.9	1.8	1.8	1.9	2.1	1.5	1.8	1.6	2.3	1.5	1.8	1.5	1.8	0.9
0.6	0.6	0.4	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	0.2	0.6	0.5	0.4	0.6	0.6
0.5	0.5	0.5	0.5	0.7	0.4	0.4	0.4	0.2	0.6	0.5	0.4	0.6	1.1
9.2	7.7	8.1	8.0	8.3	9.5	11.1	11.1	8.7	10.3	9.0	9.3	10.9	14.6
3.6	3.2	3.2	3.5	3.8	2.2	2.7	2.0	3.3	2.9	3.5	2.8	2.5	5.2
1.2	1.9	1.3	1.3	1.0	0.7	0.5	0.7	0.6	1.0	0.9	1.2	1.0	1.4
0.9	0.7	0.7	0.5	0.6	0.3	0.2	0.2	0.7	0.7	0.7	1.2	0.4	1.1
1.8	1.9	1.9	1.6	2.0	2.1	1.9	1.9	2.1	2.1	2.0	1.9	1.8	5.0
1.5	1.8	1.5	1.5	1.4	1.5	1.8	1.7	1.8	1.5	1.4	1.1	1.8	2.7
2.5	2.9	2.5	2.9	2.8	1.8	2.4	2.2	1.7	2.5	2.5	2.0	2.1	5.5
1.1	1.3	1.2	1.4	1.3	1.4	1.2	1.1	1.0	1.1	1.3	1.0	1.0	1.6
1.4	1.5	1.7	1.6	1.8	1.0	1.0	0.9	2.0	1.2	1.1	1.4	1.0	2.6
1.0	0.8	0.8	0.8	0.7	0.4	0.5	0.4	0.3	0.6	0.4	0.6	0.4	2.2
0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3	0.4	0.5	0.3	0.2	0.8
4.1	3.5	3.5	3.5	3.5	2.3	3.5	2.9	4.6	4.1	2.6	4.3	4.1	3.4

и при этом приспособление к быстрому бегу оказывается достаточно важным фактором для выработки особенностей механики бега.

Разнообразие специфических местообитаний, величины тела, образа жизни привело к тому, что даже исследование небольшого числа непарно- и парнокопытных (около 30 видов) позволяет наметить ряд направлений специализации в беге, приведших к образованию различных его типов: таранного, скоростного, прыжково-скоростного, прыжкового, полутяжелого и ходульного.

К реликтовой таранной форме бега приспосабливаются тапиры — жители кустарниковых и тростниковых зарослей влажных тропических лесов, у которых сохраняются первичные малые скорости бега при больших вертикальных колебаниях центра тяжести, обусловленных наличием значительного количества препятствий.

Скоростной бег вырабатывается у жителей открытых пространств, где единственным средством спасения от хищников может быть быстрота и неутомимость. Отсутствие препятствий позволяет им выработать экономичный бег с незначительными вертикальными колебаниями центра тяжести (однокопытные, гну, канна, сайга, дзерен, северный олень). Увеличение массы тела, характерное для ряда филогенетических ветвей парно- и непарнокопытных, требует повышения экономичности бега, в крайних вариантах приводящих к возникновению полутяжелой формы бега. Последнему свойственно дальнейшее выпрямление траектории прыжков, уменьшение углов шага и других особенностей экономичного передвижения (крупные *Bovidae*).

Вторичный возврат копытных в леса и кустарниковые заросли приводит к выработке прыжково-скоростной формы бега, при которой вторично увеличивается крутизна траектории прыжков, уменьшается выносливость и несколько сокращаются скорости бега, одновременно увеличивается маневренность движения. Средством спасения от хищников для этих зверей скорее служит перебежка от одного участка густых зарослей к другому, чем скорость и неутомимость (лесные олени, отчасти джейран, бараны). Прыжковая форма бега возникает как специфическое приспособление к скальному образу жизни, где большие прыжки играют бо́льшую роль, чем скорость и выносливость.

Добывание пищи с верхней части кроны деревьев приводит к чрезвычайному удлинению конечностей жираф, механика быстрого бега которых соответственно перестраивается (передвижение при относительно выпрямленных конечностях — ходульная постановка конечностей, малые углы шага и т. д.).

Все своеобразие направлений изменений органов движения отдельных ветвей парно- и непарнокопытных не препятствует возникновению и общих для них всех особенностей механики наземного бега. Во время бега у всех этих групп млекопитающих локомоторными являются как задние, так и передние конечности, а позвоночный столб сохраняется по мере возможности жестким. В связи с этим я предлагаю характерный для парно- и непарнокопытных способ бега именовать дорзостабильным дилокомоторным.

Выявленные формы бега вызывают специфические перестройки органов движения парно- и непарнокопытных. Однако даже при специализации в сходной форме бега, возникшей независимо в отдельных группах животных, изменения особенностей механики движения скелета и мышц оказываются различными.

Избирательность местообитаний нередко определяет характер движения при одинаковых аллюрах. Рысь у жителей лесов оказывается аллюром с меньшими колебаниями центра тяжести и бо́льшими размахами движения в суставах конечностей, чем галоп, а у жителей открытых пространств наоборот.

Общая для всех парно- и непарнокопытных жесткость позвоночного столба обусловливается сильным разрастанием остистых отростков и развитием надостистой связки, ограничивающих вертикальную флексию. Жесткость против боковых изгибов обслуживается как специфическими замками суставных отростков, так и расположенными в горизонтальной плоскости поперечнореберными отростками с межпоперечной связкой. В обоих этих случаях отростки работают как балки сжатия, а связки — как балки растяжения по принципу ферм или решетчатых балок.

Для расшифровки особенностей органов движения, связанных с разными формами бега, полезно рассмотреть несколько зависимостей между показателями силы, развиваемой конечностью, и соотношением величины тела и механики движения конечностей. Средние силы, развиваемые в фазе опоры (см. формулу *9* на стр. 66), при беге уменьшаются пропорционально удлинению конечности и синусу половины угла шага и увеличиваются пропорционально синусу двойного угла вылета, квадрату скорости и веса тела. Выгоды от удлинения конечностей и от увеличения угла шага в свою очередь ограничены. При удлинении конечностей с одновременным возрастанием веса тела нагрузка на них возрастает в кубических величинах, а удлинение — в линейных. Поэтому с определенного момента относительная длина конечностей начинает даже сокращаться. Пределы увеличения угла шага вызваны возрастанием в геометрической прогрессии вертикальных колебаний проксимального конца конечности по мере его увеличения.

Поэтому у животных с большим весом тела угол шага обычно начинает уменьшаться.

Малые скорости бега, характерные для реликтовых непарнокопытных (тапиры), приводят к сохранению примитивных коротких конечностей, которые удлиняются у однокопытных представителей семейства лошадей в связи с их приспособлением к быстрому бегу в открытых пространствах. Большие углы вылета при беге прыжково-скоростных копытных (лесные олени, отчасти джейран) требуют бо́льших относительных сил, чем у скоростных животных, даже несмотря на относительно меньшие скорости бега. Поэтому неудивительно, что у них наблюдается большее удлинение конечностей, чем у скоростных животных открытых пространств (сайга, дзерен, гну, канна, северный олень). Увеличение массы тела отражаетсяна вторичном сокращении относительных размеров сегментов конечностей, особенно дистальных (у гну и канны по сравнению с дзереном и сайгой, у зебры по сравнению с куланом), и, наконец, еще короче сегменты у приспособленных к полутяжелой форме бега крупных *Bovidae*. Приспособление к единовременным большим прыжкам, характерное для животных, обитающих среди скал, может происходить при двух основных схемах сгибательно-разгибательных движений. При первой происходит синхронное разгибание тазобедренного, коленного и голеностопного суставов, при второй — разгибание голеностопного сустава отстает от разгибания коленного и тазобедренного. Работа по второй схеме приводит к увеличению нагрузок на стопу, обеспечивающую конечный момент толчка, в результате чего происходит ее относительное укорочение. Удлинение же скелета конечностей жираф объясняется их приспособлением к добыванию пищи с верхних ветвей деревьев. Одновременно с удлинением конечностей у жираф наблюдается приспособление к выпрямлению всех суставов, в связи с чем разрастание дистальных сегментов не приводит к увеличению сгибающих моментов, действующих на суставы конечностей.

Если схемы соотношений сегментов скелета конечностей довольно немногочисленны и выявляют прямую связь с механикой бега и весом тела зверя и только в виде исключения у жирафы связаны со спецификой питания, то разобраться в причинах изменения мышц значительно труднее, так как одинаковый характер движения может быть достигнут разными соотношениями в развитии групп мышц. В фазе опоры задними конечностями наиболее нагружены разгибатели тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. В разгибании тазобедренного сустава участвуют три группы мышц: ягодичная, длинная и короткая заднебедренные. Действие длинной заднебедренной группы мышц зависит от сгибательно-разгибательных движений одновременно в коленном и тазобедренном суставах и от топографии их начала и конца. Разбор схем движения в фазе отталкивания у животных, приспособленных ко всем шести формам дорзостабильного дилокомоторного способа бега позволяет представить причины усиления и ослабления, перестройки структуры отдельных компонентов этой группы мышц. Выгодными условиями работы этих мышц является небольшая степень сокращения их в подготовительный период и продолжение сокращения в разгонный период фазы опоры. Этим условиям отвечают m. semitendinosus однокопытных и приспособленных к полутяжелой форме бега парнокопытных, в то время как у других копытных ее развитие невыгодно. В связи с этим у первых она усиливается, а у вторых ослабляется. С этих же позиций была расшифрована работа двуглавой мышцы бедра и стройных мышц. Проксимальная порция передней двуглавой вместе с напрягателями фасции бедра и задняя двуглавая мышца натягивают переднее и заднее сухожилия для обеспечения работы наиболее выгодно расположенной дистальной порции передней двуглавой мышцы, составляющей 80% веса всей мышцы. Роль передней строй-

ной мышцы сводится к созданию дополнительного натяжения на передний край задней стройной мышцы, обеспечивающей разгибание тазобедренного сустава.

Короткая заднебедренная и ягодичная группы мышц, кроме непосредственного действия на разгибание тазобедренного сустава, оказывают косвенное влияние на разгибание коленного сустава. Для последнего действия особенно удобно положение ягодичной группы мышц. Поэтому неудивительно, что усиление ягодичной группы мышц у гну из парнокопытных и у непарнокопытных приводит к относительному сокращению мощности собственно разгибателей коленного сустава.

В связи с тем что икроножные мышцы прикрепляются к бедру под углом, почти перпендикулярным его оси, наблюдается хорошо выраженная зависимость между разгибанием коленного и голеностопного суставов. Поэтому специализация в беге приводит скорее к перестройкам структуры этой мышцы, чем к изменениям ее мощности. Выпрямленное положение коленного сустава на протяжении фазы опоры приводит у жираф к самостоятельному усилению икроножных мышц.

В фазе опоры передних конечностей копытных основная нагрузка приходится на функции протягивания и удержания туловища между конечностями. Эти функции требуют одновременного развития разгибателей плечевого и локтевого суставов. У жирафы лопатки жестко соединены с туловищем и ряд мышц в противоположность другим копытным несут нагрузку только на протягивание туловища между конечностями. В результате у жирафы ослабляются m. serratus ventralis и m. endopectoralis, наиболее мощные мышцы переднего пояса парно- и непарнокопытных. Одновременно у жирафы очень усиливаются собственно разгибатели локтевого сустава. Разгибание плечевого сустава может происходить как за счет развития собственно разгибателей плеча (m. supraspinatus и m. infraspinatus), так и за счет развития ряда мышц переднего пояса (m. serratus ventralis pars cervicalis, m. rhomboideus). У копытных можно встретить и тот и другой варианты усиления функции разгибания плечевого сустава.

Рассмотренные особенности строения скелета и мышц, связанные с разными направлениями специализации в беге или с самостоятельными путями приспособления к сходным формам бега, позволяют в ряде случаев уточнить некоторые представления о филогенетических взаимоотношениях в ряде групп копытных. Чаще эти заключения, если можно так выразиться, носят негативный характер, так как на основе анализа движений очень небольшой части видов группы можно уже судить о неправомочности объединения некоторых форм в естественные таксономические единицы. Судить же об их естественном положении в системе пока еще преждевременно, так как этот вопрос требует более специальных и расширенных исследований. Две схемы работы суставов задних конечностей в фазе задней опоры, одна из которых характерна для родов *Capra* и *Ovis*, а другая — для рода *Rupicapra*, позволяют считать, что приспособление этих групп к горному образу жизни происходило независимо, самостоятельными путями. Поэтому вряд ли можно считать правомочным объединение этих групп в одну трибу (Соколов, 1953). У скоростных животных открытых пространств сегменты конечностей (особенно дистальные) короче, чем у прыжково-скоростных. Это явление подтверждается наличием более коротких сегментов у жителя открытых пространств тундрового северного оленя по сравнению с лесными оленями родов *Cervus* и *Capreolus*, у скоростных гну, канны, дзерена, сайги с приспособленным к прыжково-скоростной форме бега джейраном. Поэтому представление И. И. Соколова с соавторами (1964) о прохождении предками сайги горного образа жизни на основе некоторого укорочения дистальных сегментов ее конечностей по сравнению с джейраном мне кажется неправомочным.

Глава пятая

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К БЕГУ У ХОБОТНЫХ

МЕХАНИКА БЕГА

Благодаря Осборну (Osborn, 1936, 1942) исследование филогенеза группы хоботных оказалось одним из самых разработанных. Тем не менее вопрос о происхождении этих животных в целом, так же как и всех копытных, до сих пор довольно туманен. Происхождение копытных даже более ясно, так как считается, что корни их уходят в полиморфную группу *Condylarthra*, и неясно только, к какому роду относятся их непосредственные предки. О предках же хоботных можно только говорить, что они, вероятно, возникли от какой-то особой ветви тех же самых *Condylarthra*. От этой же ветви, кроме хоботных, по всей вероятности, произошли даманы (жиряки), трубкозубые и сирены. К какому же семейству и роду группы *Condylarthra* был близок общий предок этих четырех современных отрядов млекопитающих, сказать очень трудно. Еще более трудно судить об образе жизни и повадках этого неизвестного общего предка современных родичей слонов. То, что мы знаем об образе жизни и повадках современных жиряков, а тем более роющих трубкозубых и плавающих сирен, тоже мало помогает выяснению исходного типа движения хоботных. Возможно, из современных родичей хоботных жиряки наиболее близки по движению к их предкам. Однако усовершенствование наземного передвижения даманов сопровождалось обычным для млекопитающих сокращением лучей конечности. У хоботных же количество лучей не сокращается. Сохранение пятилучевого строения кисти и стопы слонов тем более парадоксально, что их конечности, как и у копытных, несут только локомоторную функцию.

Восстанавливая образ жизни ряда вымерших групп отряда хоботных, Осборн указывал, что для представителей многих ветвей этих животных был характерен прибрежный образ жизни и питание влаголюбивой болотистой сочной растительностью.[1]

Прибрежная и болотная растительность нередко выдергивалась с корнями, на которых имелись питательные утолщения. Вероятно, в связи с выдергиванием растительности развивались бивни, усиливались шейные мышцы и укорачивалась шея. По-видимому, с сокращением шеи связано и появление хобота, с помощью которого слон кладет пищу в рот.

Для передвижения по топким грунтам болот и прибрежных участков были необходимы расширяющиеся стопа и кисть, что увеличивало проходимость по топям предков слонов, а поэтому количество лучей конечности не уменьшалось. Это было особенно необходимо, так как для истории развития хоботных характерно прогрессивное увеличение веса тела животных. Уже непосредственные предки слонов, имевшие хобот, бивни и пятилучевые конечности, постепенно переходили на питание древесным

[1] Переход на питание полуводной, а затем и водной растительностью привел к развитию настоящих водных растительноядных млекопитающих — сирен.

кормом и все более и более осваивали лесной и саванный образ жизни. В этих условиях для них выгодно обрывать высоко расположенные листья и свежие побеги, до которых не дотягивались некрупные парно- и непарнокопытные. В результате наблюдавшееся и прежде увеличение тела стало одним из ведущих направлений приспособительного филогенеза собственно слонов. Бивни приобретали большее значение как турнирное оружие, а длинный хобот позволял им добывать корм с очень высоких ветвей без удлинения шеи (рис. 111). Исключительно локомоторные конечности все более теряют внешнее разделение на лучи и у современных хоботных представляют собой однолучевой поддерживающий столб, образованный кожнофасциальным мешком, одевающим пять внутренних лучей до самых их когтевых фаланг.

Рис. 111. Слон, добывающий корм с ветвей деревьев. (Из: Grzimek, 1966).

Вполне вероятно, что первичным аллюром предков слонов, размеры которых не превышали современных жиряков, был какой-либо асимметричный аллюр. Однако современные хоботные вторично утратили способность передвигаться асимметричными прыжковыми аллюрами, и их скоростным аллюром стал быстрый шаг, во время которого по крайней мере одна конечность постоянно находится на земле.

Удлинение конечностей хоботных вызвало изменение типа симметричной локомоции, особенно при медленных формах движения. Объясняется это тем, что перемещению задней конечности вперед у длинноногих животных препятствовала стоявшая на земле передняя конечность (рис. 52, 112). Поэтому у них происходило изменение ритма локомоции в сторону иноходеобразных аллюров, во время которых отрыв передних конечностей все более приближался к моменту отрыва задних конечностей (рис. 112). В результате задняя конечность могла беспрепятственно перемещаться дальше места первоначальной постановки передней конечности. Однако, как было указано выше (стр. 25), при ускорении движения отношение опора/перенос, т. е. ритм работы конечностей, уменьшается. При этом латеральная стадия опоры появляется и при ритме локомоции 1 : 1. Тем самым уже и при этом ритме локомоции без смещения его в сторону иноходеобразных аллюров задние конечности переносятся дальше места постановки передних конечностей той же стороны (рис. 52). Поэтому с ускорением движения смещение ритма локомоции в сторону иноходей для

слонов теряло свою актуальность. Кроме того, стадия свободного полета появляется тем скорее, чем ближе ритм локомоции к рыси или иноходи (рис. 22). На ритмах локомоции иноходи и рыси стадия полета появляется при таком ускорении, когда отношение опора/перенос работы конечностей равно 1 : 1. Одновременно известно, что уменьшение ритма работы конечности почти прямо пропорционально скорости движения, а при ритме локомоции быстрого шага стадия полета наступает только после

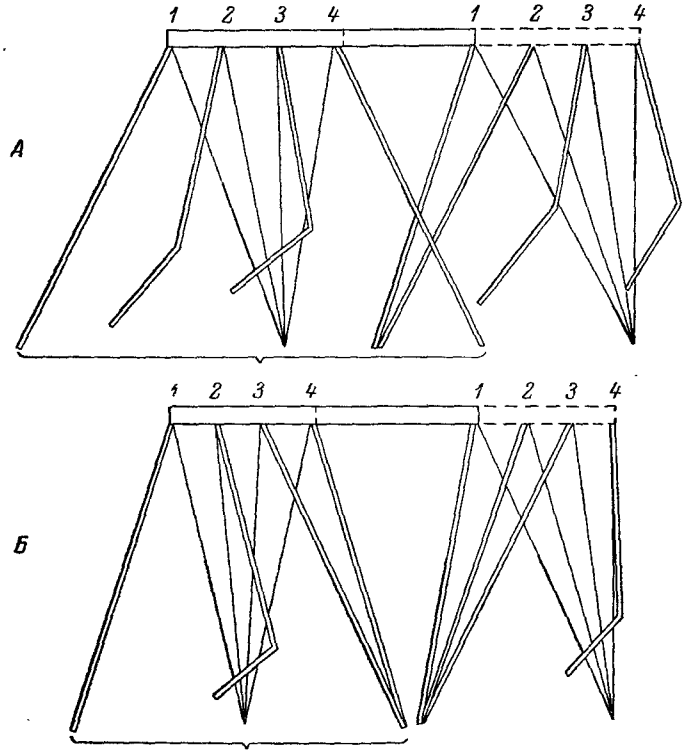


Рис. 112. Возникновение иноходеобразных аллюров у длинноногих форм животных как приспособление к увеличению длины шага.

А — медленный иноходеобразный шаг; *Б* — очень медленный шаг; *1—4* — перемещение конечностей на протяжении половины цикла. *Сплошная линия* — левая конечность; *двойная линия* — правая конечность.

достижения отношения опора/перенос величины 1 : 3. Таким образом, возникновение стадии свободного полета при иноходи наступает при скорости в 3 раза меньшей, чем появление этой стадии при быстром шаге.

Если при медленном движении для слонов характерно смещение ритма локомоции в сторону иноходей, то при убыстрении движения происходит обратное смещение ритма локомоции.

При быстром шаге основная нагрузка на любую конечность приходится в самой середине фазы ее опоры. Объясняется это тем, что момент приземления какой-либо из конечностей, воспринимающей часть нагрузки на себя, приходится почти сразу же после перехода через середину фазы опоры другой конечности. Когда же отрывается эта последняя конечность, подходит к середине фаза опоры приземлившейся до этого конечности (рис. 113, 120). В связи с таким распределением нагрузок на конечности при быстром шаге основная тяжесть приходится на конечность, находя-

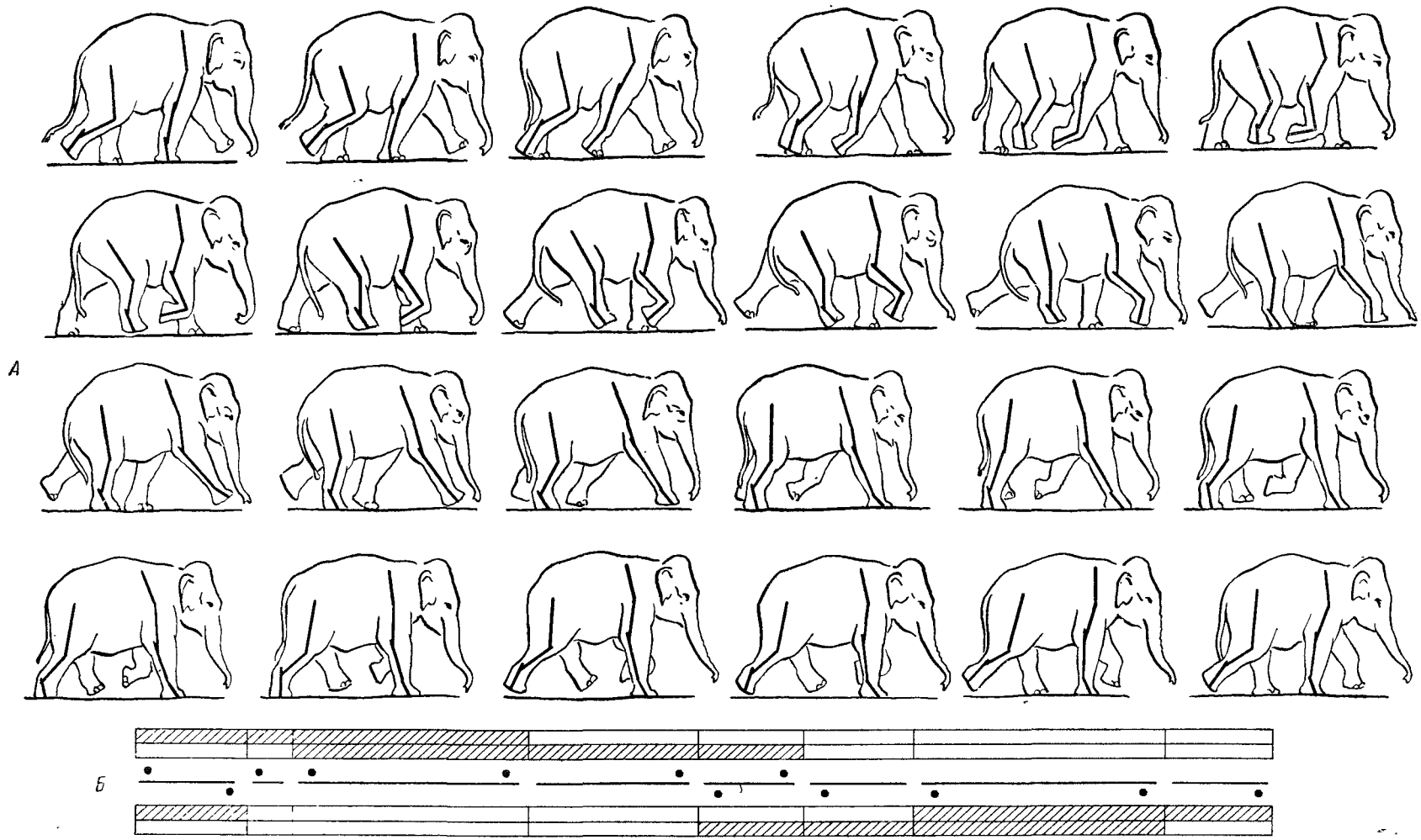


Рис. 113. Движение скелета конечностей при быстром шаге слона (*А*) и его опорный график (*Б*).

щуюся в вертикальном положении. Функциональное значение такого распределения нагрузок на конечности при беге слонов очень велико. Выше указывалось (стр. 70), что наименьшие сгибающие моменты на коленный и голеностопный суставы приходятся при столбообразной постановке конечностей и укорочении дистальных сегментов (стопы, голени). Это распределение моментов, характерное для статики животного, фактически мало меняется и при беге, в связи с тем что основная нагрузка на конечность слонов приходится в моменты их вертикальной постановки.

Специфический бег [2] слонов со вторичной потерей стадии полета в цикле, с весьма совершенным равномерным распределением нагрузок на все конечности вызван приспособлением к наземному передвижению очень

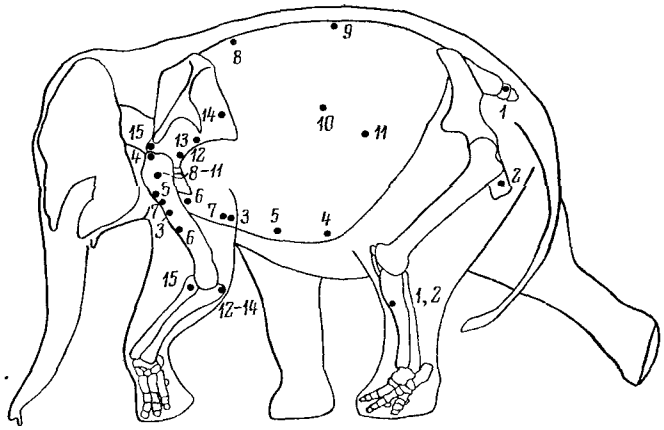


Рис. 114. Скелет конечностей слона, врисованный в его контуры с точками прикрепления мышц.

1—2 — m. semitendinosus: *1* — pars vertebralis, *2* — pars ischiadicus; *3—5* — m. endopectoralis: *3* — margo cranialis, *4* — margo caudalis, *5* — linia mediana; *6—7* — m. ectopectoralis: *6* — margo cranialis, *7* — margo caudalis; *8—11* — m. latissimus dorsi: *8—9* — pars vertebralis; *10—11* — pars costalis, *8*, *10* — margo cranialis, *9*, *11* — margo caudalis; *12—14* — m. anconeus longus; *15* — m. biceps brachii.

тяжелых животных. Поэтому форму бега слонов можно назвать тяжелой— graviportal (Gregory, 1912). Для слонов, как и копытных, характерно сохранение жесткого грудино-поясничного отдела позвоночного столба на всем протяжении цикла движения. Поэтому у слонов способ бега можно именовать, так же как и бег копытных, дорзостабильным дилокомоторным.

Для этих способа и формы бега характерен целый ряд специфических особенностей механики движения, проследить которые удобнее всего, просматривая изменения углов суставов конечностей скелета, врисованного в контуры последовательных кадров бегущего слона (рис. 115, 116).

Для задней конечности характерен разный тип работы тазобедренного и коленного суставов. Если для первого в цикле наблюдаются только два момента перемены направления изменения величин угла, то для коленного сустава их четыре. При этом в коленном суставе, как и у других млекопитающих, в фазе опоры имеет место только переход от сгибательного движения подготовительного периода к разгибательному разгонного

[2] По вышеприведенному определению бег — это форма скоростного передвижения со стадией полета в воздухе, что не соответствует скоростным движениям слонов. Тем не менее я считаю целесообразным наиболее быструю локомоцию слонов в виде исключения тоже именовать бегом, хотя стадия полета в этом виде движения отсутствует.

периода. Остальные три переходных момента изменения величины сустава приходятся на фазу свободного переноса конечностей (рис. 115). Тазобедренный сустав на протяжении всей фазы опоры разгибается. В самом начале фазы свободного переноса это разгибание продолжается, а затем переходит в сгибание, которое длится почти до середины этой фазы, с тем чтобы во второй ее половине началось бы уже разгибание этого сустава (рис. 115).

У слонов, как и у других млекопитающих, в цикле движения наблюдаются два перехода от сгибания к разгибанию и два от разгибания к сгибанию плечевого и локтевого суставов. Однако если у других млекопитающих из этих четырех моментов только один приходится на фазу опоры, то у слонов в фазах и опоры, и свободного переноса этих моментов по два.

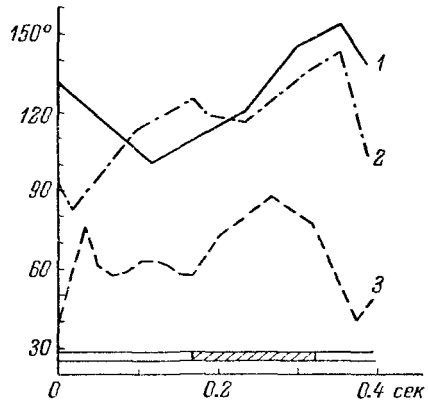


Рис. 115. Изменение углов суставов задней конечности на протяжении цикла быстрого шага индийского слона (*Elephas indicus*).

1 – тазобедренный; *2* — коленный; *3* — голеностопный суставы (*заштрихованная часть линейки* — фаза опоры). *По оси абсцисс* — время в сек.; *по оси ординат* — углы в градусах.

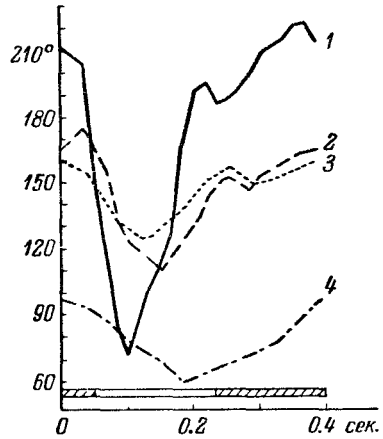


Рис. 116. Изменение углов суставов передней конечности на протяжении цикла быстрого шага индийского слона.

1 — кистевой; *2* — локтевой; *3* — плечевой суставы; *4* — угол между горизонтальной плоскостью и осью лопатки (*заштрихованная часть линейки* — фаза опоры). На осях то же, что и на рис. 115.

В фазе опоры плечевой и локтевой суставы вначале продолжают разгибаться, затем немного сгибаются, а к концу фазы вновь разгибаются. Последнее разгибание продолжается и в начале фазы свободного переноса с тем, чтобы вскоре перейти на резкое сгибание, изменяющееся к концу фазы свободного переноса в разгибание (рис. 116). Угол между осью лопатки и горизонтальной плоскостью заметно уменьшается в фазе свободного переноса и продолжает уменьшаться в самом начале фазы опоры, а потом увеличивается почти до самого конца этой фазы. Перед концом фазы опоры он вновь начинает уменьшаться, т. е. оба изменения направления перемены этого угла приходятся на фазу опоры (рис. 116). Интересно отметить, что в тазобедренном суставе аналогичные изменения в размерах его угла приходятся на фазу свободного переноса (ср. рис. 115 и 116).

Голеностопный и кистевой суставы слонов работают в особых условиях. Опора распространяется до самого сустава через жировую подушку, и поэтому нагрузка на излом этих суставов очень незначительна. Огромный размах сгибательно-разгибательных движений в кистевом суставе во время фазы свободного переноса (152°) совсем не совпадает с размахом этих движений в голеностопном суставе (37°). Объясняется это тем, что опора на

передние конечности сопровождается переразгибанием кистевого сустава, а при переносе кисть отрывается от земли за счет его сгибания. При переносе же стопы голеностопный сустав разгибается так же, как и при опоре на него.

Громадный вес слонов, как говорилось, приводит к столбообразной постановке конечностей. При этом на фазу свободного переноса конечностей приходится заметно больший размах движений в суставах конечностей, чем на фазу опоры (табл. 11).

Таблица 11

Размахи сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей индийского слона (*Elephas indicus*) (в градусах)

Суставы	Фаза опоры			Фаза свободного переноса		
	максимум	минимум	разница	максимум	минимум	разница
Тазобедренный	150	111	39	154	100	54
Коленный	140	116	24	146	83	63
Голеностопный	90	58	32	76	39	37
Плечевой	168	146	22	155	109	46
Локтевой	172	150	22	165	110	55
Предплечье-кистевой	218	186	32	224	72	152

Вертикальные перемещения тазобедренного сустава и верхушки лопатки у слонов очень ограничены (рис. 117). Для тазобедренного сустава они несколько выше, чем для верхушки лопатки. Если же учесть, что степень вертикальных перемещений центра тяжести должна быть еще меньше, чем проксимальных концов конечностей, то фактически можно считать, что в цикле движения центр тяжести двигается горизонтально.

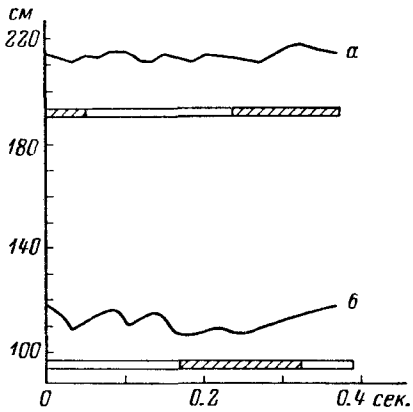


Рис. 117. Вертикальные перемещения верхушки лопатки (*а*) и тазобедренного сустава (*б*) индийского слона на протяжении цикла быстрого шага.

Заштрихованная часть линейки — фаза опоры. *По оси абсцисс* — время в сек., *по оси ординат* — длина в см.

Таким образом, характерными особенностями механики движения слонов являются: 1) жесткость позвоночника на протяжении всего цикла бега; 2) относительная выпрямленность суставов конечностей в фазе опоры; 3) два момента перемены направления изменений величины тазобедренного сустава, а не четыре, как у других млекопитающих; 4) два момента изменения величин углов в плечевом и локтевом суставах во время фазы опоры, а не один, как у других млекопитающих; 5) заметно бо́льшие сгибательно-разгибательные движения в суставах конечностей во время фазы свободного переноса, чем во время фазы опоры; 6) практическое отсутствие вертикальных перемещений центра тяжести слонов в цикле движения; 7) неподвижность проксимального конца лопатки по отношению к туловищу.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА

Как указывалось в предыдущем разделе, в цикле движения слонов характерна очень ограниченная подвижность позвоночного столба. Аналогичное уменьшение подвижности спины у копытных обеспечивается системой жесткостных приспособлений позвоночного столба: холка в грудном отделе позвоночника, поперечнореберные отростки с межпоперечной связкой, остистые отростки с надостистой связкой и замки суставных отростков в поясничном отделе. У слонов жесткость позвоночника еще более совершенна. Обеспечивается она в грудном отделе почти так же, как у копытных, а в поясничном — совсем иным способом.

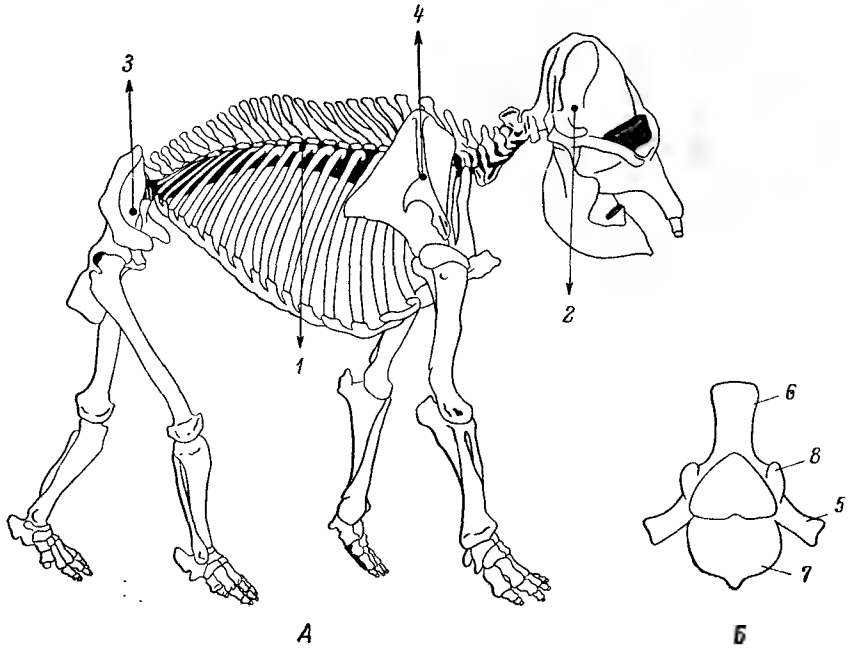


Рис. 118. Скелет индийского слона с местами приложения сил тяжести и реактивных сил конечностей к позвоночнику (*А*) и строение II поясничного позвонка (*Б*).

1 — вес тела; *2* — вес головы; *3* — реактивная сила таза; *4* — лопатки; *5* — поперечный отросток; *6* — остистый отросток; *7* — тело позвонка; *8* — суставной отросток.

На позвоночник слонов действуют две противоположно направленные нагрузки. В середине между двумя стойками (передние и задние конечности) позвоночник под влиянием тяжести тела стремится прогнуться вниз. В области прикрепления передних конечностей позвоночник разгибается за счет силы опоры на конечности, равной сумме сил, образованных тяжестью тела сзади и шеи с головой спереди места прикрепления лопаток к позвоночнику (рис. 118, *А*). Прогибу грудного и поясничного отделов позвоночника вниз противодействует его сводчатое положение. Тела всех грудных и поясничных позвонков клинообразно расширяются снизу вверх. Расширение это плохо заметно на каждом отдельном позвонке, но в сумме образует правильный свод, ножки которого ложатся на лопатки спереди и на подвздошные кости сзади. Мощное разгибающее влияние головы и тела в области лопаток гасится жесткостным образованием грудного отдела позвоночника. Эта жесткость позвоночника обеспечивается разрастанием остистых отростков, надостистой связки и очень жесткой грудной клеткой. Интересно отметить, что у слонов наблюдается наклон

назад остистых отростков, начиная с последнего шейного позвонка. Этот наклон прогрессивно возрастает вплоть до XV—XVI грудных позвонков. Затем наклон остистых отростков уменьшается. Поясничных позвонков у слонов мало — обычно менее четырех. В связи с этим последнее ребро очень близко располагается от разросшегося вперед и вширь крыла подвздошной кости (рис. 118, *А*).

У слонов поперечнореберные отростки поясничных позвонков заметно ослаблены (рис. 118, *Б*), а суставные их отростки не образуют никаких замков в межпозвоночных суставах. Жесткость же поясничного отдела позвоночного столба против боковых изгибов у слонов обеспечивается иным способом, чем у копытных. Двустороннее фиброзное соединение последнего ребра с крылом подвздошной кости создает достаточное сопротивление боковым изгибам сильно сокращенной поясничной части позвоночника слонов. Одновременно некоторая подвижность ребер разрешает очень ограниченные боковые изгибы позвоночника, необходимые при толчках, передаваемых телу одной за другой задней конечностью. Сила этих толчков из-за положения конечностей направлена под небольшим углом к оси позвоночника. Аналогичная подвижность поясницы копытных не позволяет срастись их поперечнореберным отросткам в единое костное целое.

Относительно небольшая высота остистых отростков области холки слонов, которые даже в абсолютных измерениях уступают остистым отросткам грудных позвонков большинства крупных копытных, по всей вероятности, объясняется двумя причинами. Во-первых, слоны, лишившись возможности передвигаться асимметричными прыжковыми аллюрами, не испытывают таких резких толчков, которые характерны для копытных при их приземлении на передние конечности. Во-вторых, у слонов очень короткая шея, что приводит к уменьшению момента, действующего на разгибание позвоночника в области прикрепления на лопатках.

Верхушка остистых отростков поясничных и последних грудных позвонков заметно расширяется в передне-заднем направлении, очень уменьшая межостистые промежутки надостистой связки. Остистые отростки передних грудных позвонков сильно утолщены как в передне-заднем, так и в поперечном направлении. Верхушка этих позвонков также заметно расширяется в обе стороны. Наиболее мощный остистый отросток третьего грудного позвонка, к которому прикрепляется самый толстый фиброзный тяж от лопатки, по-видимому, воспринимает и основную разгибающую нагрузку на позвоночник.

СООТНОШЕНИЕ СЕГМЕНТОВ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ

Приспособление слонов к питанию листьями верхних частей деревьев приводит к сильному удлинению конечностей. Среди копытных наиболее заметно удлинение конечностей у жирафы, что вызывается аналогичным приспособлением к добыванию корма в кроне деревьев. Однако соотношения сегментов скелета конечностей у слонов и жирафы диаметрально противоположны. У современных и некоторых вымерших хоботных суммарная длина всех сегментов скелета конечностей обычно не уступает соответствующим величинам жирафы, однако если у жирафы удлинены кисть и стопа, то у слонов удлинены плечо и бедро, а кисть и стопа, наоборот, резко сокращены (табл. 12, 13).

Как видно из табл. 12 и 13, у слонов кисть и стопа заметно короче, чем у копытных. Если же учесть, что опора у слонов передается от дистального края предплечья и голени через подошвенную мозоль прямо на землю, то можно считать, что момент, действующий на голеностопный и кистевой суставы, равен 0, а сокращение длины голени и предплечья уменьшают и моменты, действующие на локтевой и коленный суставы.

Таблица 12

Абсолютная длина конечностей и относительные размеры их сегментов (в % к сумме длин сегментов соответствующей конечности без поясов)

Вид	Длина задней конечности, мм	Индексы			Длина передней конечности, мм	Индексы			
		бедро	голень	стопа		плечо	луч	кисть	лопатка
Loxodonta africana . .	2240	53.5	32.4	14.1	2100	46.0	37.6	16.4	42.6
Elephas indicus	2230	55.2	30.9	13.9	2160	43.0	37.6	21.9	37.1
Archidiskodon meridionalis	2970	51.6	33.3	15.2	2800	47.1	37.5	15.4	34.2
Mammonteus primigenius	2340	55.6	29.4	15.0	2200	44.0	35.9	20.1	32.2
Giraffa camelopardalis	2080	23.1	26.5	50.4	2320	21.3	36.9	41.8	26.3

Таблица 13

Относительные размеры сегментов скелета конечностей у слонов и жирафы (в % к сумме длин поясничного и грудного отделов позвоночного столба)

Вид	Относительные размеры сегментов и конечностей целиком								
	бедро (а)	голень (б)	стопа (в)	сумма (а+б+в)	плечо (г)	луч (д)	кисть (е)	сумма (г+д+е)	лопатка
Loxodonta africana . .	59.2	35.8	15.4	110.4	48.2	39.4	17.3	104.9	44.7
Elephas indicus	57.7	32.2	14.4	104.4	45.1	36.9	23.0	105.0	39.0
Archidiscodon meridionalis	56.1	36.2	16.5	108.8	50.2	40.0	16.5	106.7	38.0
Mammonteus primigenius	56.0	29.6	15.0	100.6	46.2	37.6	21.0	104.8	40.0
Giraffa camelopardalis . .	48.5	55.5	106.2	210.2	48.5	83.0	94.0	225.5	56.0

Таким образом, при общем удлинении конечностей для слонов характерно сокращение дистальных сегментов конечностей. Аналогичный процесс сокращения дистальных сегментов конечностей уже был описан выше для копытных, приспосабливающихся к полутяжелому типу бега (см. стр. 138).

ОСОБЕННОСТИ ФАСЦИЙ И МЫШЦ КОНЕЧНОСТЕЙ

Мышцы хоботных исследованы очень поверхностно. Тем не менее в этом разделе не будет приведено подробное описание всех мышц конечностей слонов.[3] Будут рассмотрены только те мышцы и фасции, которые представляют интерес для расшифровки приспособления к своеобразному типу бега хоботных. С этой целью рассмотрим раздельно функции мышц в фазах опоры и свободного переноса конечностей.

[3] Подробное описание мышц двух видов слонов будет дано в специальной статье (Гамбарян и Рухкян, 1972). Все данные этой главы основаны на оригинальных исследованиях. В литературе только однажды появилась работа, посвященная морфо-функциональному анализу мышц передних конечностей индийского слона (Дружинин, 1941), однако сильная поврежденность экземпляра, анализированного этим автором, снижает ценность сделанных им выводов.

Как говорилось выше, для слонов в качестве скоростного аллюра характерен быстрый шаг. Во время быстрого шага в момент приземления задней конечности подходит к концу фаза опоры передней конечности и на туловище действуют: инерция движения, сила тяжести тела, работа передней конечности и начинающаяся работа задней конечности. Под действием

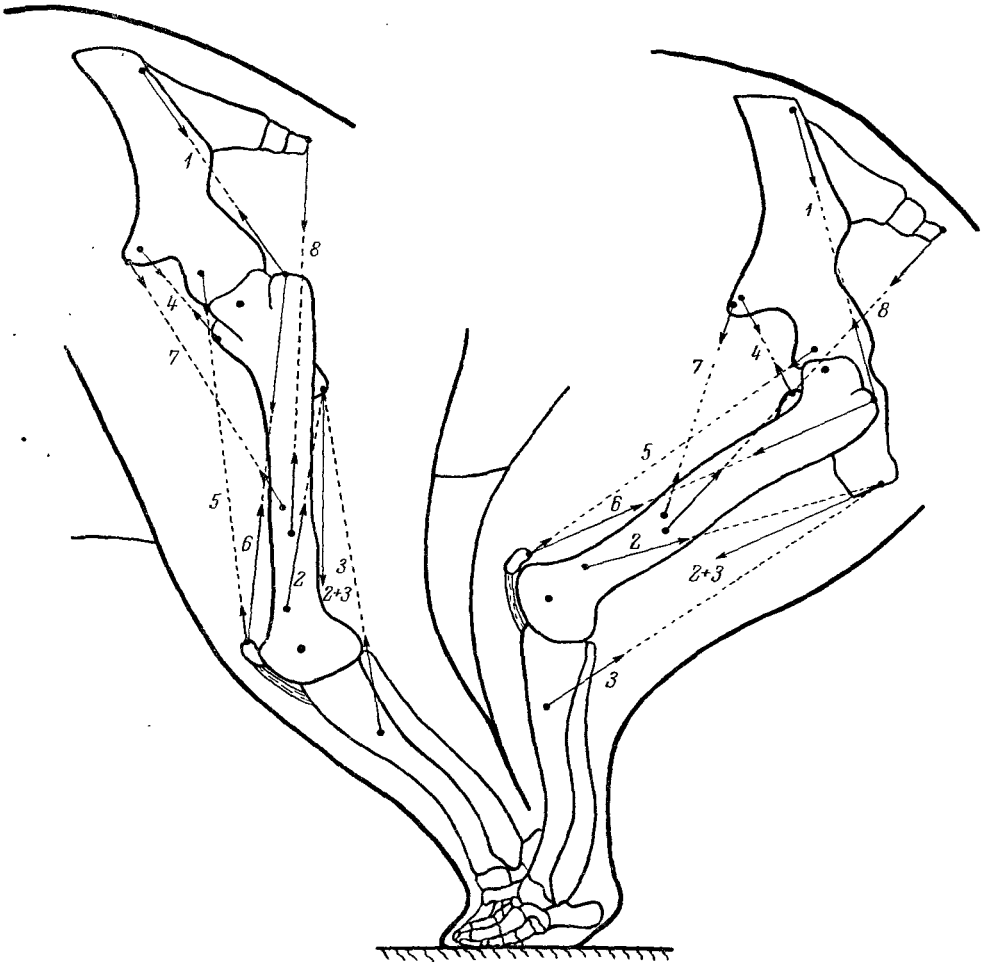


Рис. 119. Схема действия мышц задней конечности в начале и в конце фазы опоры во время быстрого шага слона.

1 — ягодичные; *2* — заднебедренные короткие; *3* — длинные; *4* — m. iliopsoas; *5* — m. rectus femoris; *6* — разгибатели коленного сустава; *7* — m. tensor fasciae latae+m. gluteus superficialis; *8* — m. biceps anticus.

силы тяжести и инерции движения, несмотря на включение разгибателей тазобедренного и коленного суставов, происходит сгибание коленного сустава, в связи с чем тазобедренный сустав перемещается вперед почти в горизонтальной плоскости. Движение в голеностопном суставе в противоположность копытным у слонов, по-видимому, пассивно, и во всяком случае не играет решающей роли в передаче толчка туловищу животного. Работа сгибателей и разгибателей тазобедренного сустава вместе с разгибателями коленного сустава и работой передней конечности обеспечивает продвижение туловища вперед. Для понимания действия этих мышц

первоначально разберем упрощенную схему их работы (рис. 119). На этой схеме представлено положение скелета заднего пояса и конечностей в начале и в конце фазы опоры с нанесением равнодействующих основных сгибателей и разгибателей тазобедренного и коленного суставов. Разгибатели тазобедренного сустава представлены в виде равнодействующих трех групп: ягодичной (*1*) и короткой и длинной заднебедренных (*2*, *3*). Из короткой заднебедренной группы выделена передняя двуглавая бедра (*8*), так как ее действие не равноценно в начале и в конце фазы опоры. Действие сгибателей тазобедренного сустава представлено: подвздошно-поясничной мышцей (*4*), напрягателем широкой фасции бедра (*7*) и прямой мышцей бедра (*5*). К собственно разгибателям коленного сустава относятся три бедренные головки четырехглавой мышцы бедра (*6*).

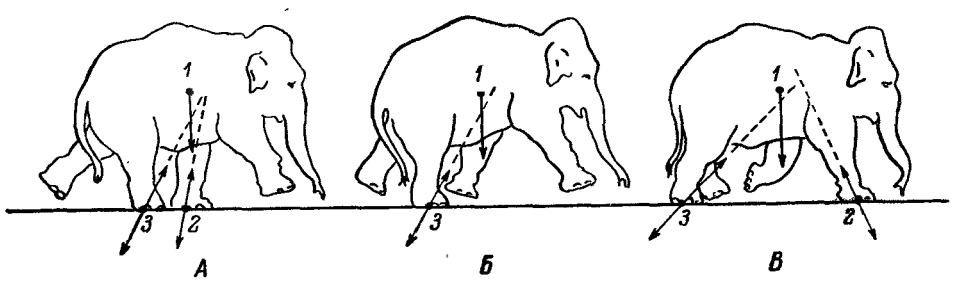


Рис. 120. Три момента фазы опоры на задние конечности во время быстрого шага слона и силы, действующие на тело.

А — начало; *Б* — середина; *В* — конец фазы опоры; *1* — сила тяжести; *2* — сила толчка передними конечностями; *3* — сила толчка задними конечностями.

Судить об общем направлении движения, связанного с работой перечисленных мышц, можно, высчитывая в любом масштабе плечи приложения их сил на соответствующие суставы и умножая их на относительный вес соответствующей мышцы или группы мышц. Такое вычисление хоть и не дает нам представления о действительных силах, развиваемых конечностью в фазе опоры, но позволяет объективно оценить их суммарное воздействие на соответствующий сустав. По-видимому, в фазе опоры действуют все разгибатели этих суставов и, возможно, часть сгибателей, морфологически связанных с разгибателями (m. tensor fasciae latae). Однако даже если условно принять, что действие всех перечисленных мышц происходит вместе, то все равно относительная сила разгибания этих суставов заметно превалирует над силой их сгибания. Принимая момент сгибания отрицательным, а разгибания положительным, мы видим, что в начале фазы опоры у m. iliopsoas плечо рычага приложения силы равно —1.5, m. tensor fasciae latae —3.5, m. rectus femoris —0.8 и, наконец, m. biceps femoris anterior —0.3. Произведение относительного веса этих мышц (табл. 14) на плечи рычагов в сумме дает величину —38.6. В этот же момент воздействие длинных и коротких заднебедренных мышц имеет плечо приложения силы, равное +4.0, а ягодичная группа +1.2. Их произведение на относительный вес в сумме дает 143.6, т. е. сила разгибания тазобедренного сустава в 3.7 раз больше силы его сгибания. Аналогичные измерения плеч рычагов приложения силы в конце фазы опоры дают следующие величины: m. iliopsoas —1.3, m. tensor fasciae latae —2.3, m. rectus femoris —1.0, в сумме момент сгибания —27.2. M. biceps femoris anterior +2.0, длинные и короткие заднебедренные +2.8, а ягодичные +1.8. В сумме момент разгибания +136.4, т. е. относительная сила разгибания тазобедренного сустава превалирует над его сгибанием в 5 раз. Таким образом, сила разгибания тазобедренного сустава

Таблица 14

Относительный вес мышц и групп мышц у слонов (в % к сумме весов мышц задней конечности)

Мышцы	*Elephas indicus*	*Loxodonta africana*	Мышцы	*Elephas indicus*	*Loxodonta africana*
m. psoas minor	0.4	0.5	m. gracilis posterior	1.0	0.7
m. iliopsoas	6.6	6.1	m. popliteus	0.1	0.1
m. gluteus superficialis + + m. tensor fasciae latae	5.9	6.1	m. rectus femoris	4.8	3.9
m. gluteus medius	11.0	14.3	m. vastus lateralis	11.8	10.3
m. gluteus minimus	2.0	1.6	m. vastus medialis	4.3	3.8
m. obturator externus	2.2	2.1	m. vastus intermedius	0.4	2.2
m. obturator internus	0.7	0.6	m. gastrocnemius lateralis	0.3	0.1
m. gemelli	0.4	0.5	m. gastrocnemius medialis	0.4	0.5
m. pectineus	1.2	2.3	m. plantaris	0.1	0.5
m. adductor brevis	5.3	4.8	m. soleus	0.4	0.6
m. adductor maximus	6.5	5.7	m. tibialis anterior	0.4	0.2
m. biceps anticus	14.0	12.0	m. ext. digitorum longus	1.6	1.1
m. biceps posticus { pars femoralis	5.8	1.6	m. peroneus longus	0.5	0.4
m. biceps posticus { pars tibialis		5.0	m. peroneus brevis	0.6	0.1
m. semitendinosus	5.1	5.7	m. peroneus digiti quinti	0.6	0.6
m. semimembranosus anterior	1.0	1.9	m. tibialis posterior	0.6	0.3
m. semimembranosus posterior	0.9	0.9	m. m. flexores digitorum	1.2	1.2
m. gracilis anterior	2.1	1.4			
Ягодичные	13.0	15.9	Разгибатели коленного сустава	16.5	16.3
Длинные заднебедренные	14.1	13.7	Сгибатели тазобедренного сустава	17.3	16.1
Короткие заднебедренные	32.1	31.5	Икроножные	1.1	1.2
Разгибатели тазобедренного сустава	59.2	61.1			

на протяжении всей фазы опоры в 3—5 раз больше силы его сгибания, даже если учитывать одновременную работу всех мышц, воздействующих на этот сустав.

Осуществляя движение в тазобедренном суставе, ягодичные, короткие заднебедренные, подвздошно-поясничная и напрягатель широкой фасции бедра, кроме того, косвенно влияют на движение в коленном суставе. Для определения этого воздействия их равнодействующие разлагаем на составляющие, перпендикулярные и параллельные оси бедра. Принимая положительным их разгибательное, а отрицательным сгибательное воздействие на коленный сустав и учитывая работу трех бедренных головок четырехглавой мышцы бедра, мы видим, что суммарная относительная сила разгибания коленного сустава превалирует в 2.5—2.7 раза над относительной силой его сгибания. Тем самым туловищу передается толчок за счет работы разгибателей тазобедренного и коленного суставов на протяжении всей фазы опоры (рис. 120). Толчок этот направлен вперед и вверх по линии, расположенной несколько спереди линии, соединяющей общий центр тяжести с точкой опоры конечности.

Прежде чем перейти к более подробному рассмотрению работы отдельных мышц задней конечности, нужно отметить, что в связи с особыми условиями работы стопы, поддерживаемой до голеностопного сустава жировой подушкой, разгибатели голеностопного сустава мало влияют на движе-

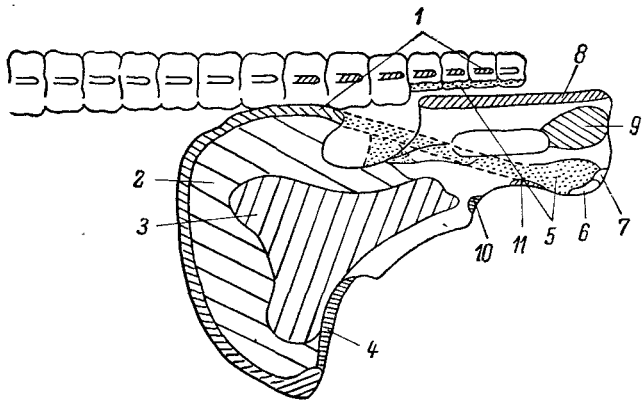


Рис. 121. Места прикрепления мышц задней конечности на тазовом поясе африканского слона (*Loxodonta africana*), вид сверху.

1—3 — m. gluteus: *1* — superficialis, *2* — medius, *3* — minimus; *4* — m. tensor fasciae latae; *5*, *6* — m. biceps femoris: *5* — anterior, *6* — posterior; *7* — m. semitendinosus; *8*, *9* — m. obturator: *8* — externus, *9* — internus; *10*, *11* — m. gemelli: *10* — cranialis, *11* — caudalis.

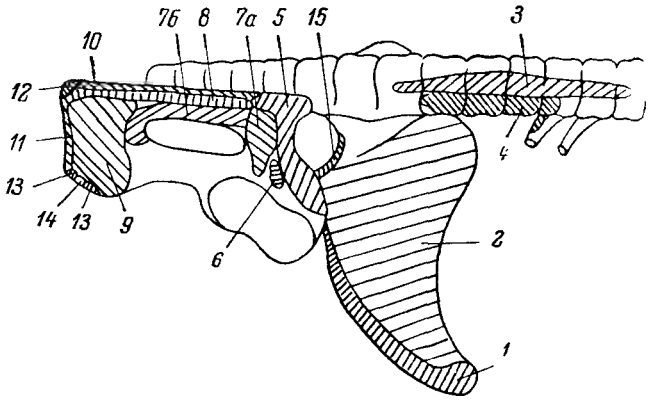


Рис. 122. Места прикрепления мышц задней конечности на тазовом поясе африканского слона (вид снизу).

1 — m. tensor fasciae latae; *2* — m. iliacus; *3* — m. psoas minor; *4* — m. psoas major; *5* — m. pectineus; *6* — лонная ножка поверхностной медиальной фасции; *7а* — передняя порция m. obturator externus; *7б* — задняя порция m. obturator externus; *8*, *9* — m. adductor: *8* — maximus, *9* — brevis; *10* — m. gracilis; *11*, *12* — m. semimembranosus: *11* — anterior, *12* — posterior; *13* — m. semitendinosus; *14* — m. biceps femoris posterior; *15* — m. biceps femoris anterior.

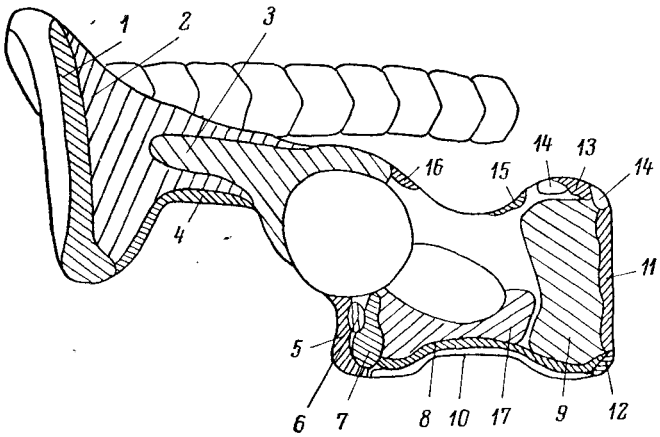


Рис. 123. Места прикрепления мышц задней конечности на тазовом поясе африканского слона (вид сбоку).

1—3 — m. gluteus: *1* — superficialis; *2* — medius, *3* — minimus; *4* — m. tensor fasciae latae; *5* — m. pectineus; *6* — лонная ножка медиальной поверхностной фасции; *7* — передняя порция m. obturator externus; *8*, *9* — m. adductor: *8* — maximus, *9* — brevis; *10* — m. gracilis; *11*, *12* — m. semimembranosus: *11* — anterior, *12* — posterior; *13* — m. biceps femoris posterior; *14* — m. semitendinosus; *15*, *16* — m. gemelli: *15* — caudalis, *16* — cranialis; *17* — задняя порция m. obturator externus.

ние животного. Поэтому неудивительно, что относительный вес этих мышц у слонов заметно меньше, чем у копытных. Так, вес икроножных мышц у слона составляет 1.1—1.2% веса мышц задних конечностей, тогда как у копытных не менее 4.0% (табл. 14 и 8).

Глубокая функциональная взаимосвязь между мышцами, расположенными спереди и сзади от тазобедренного сустава, приводит к морфологическому объединению m. tensor fasciae latae, m. gluteus superficialis и m. biceps femoris anterior в единое целое. Начинаются эти три мышцы линейно на большом протяжении, прикрепляясь от лонной кости по всему вентральному краю подвздошной кости (эта порция, вероятно, гомологична m. tensor fasciae latae), по гребню подвздошной кости и остистым отросткам крестцовых позвонков (эта порция, вероятно, гомологична m. gluteus superficialis), по остистым отросткам первых двух хвостовых позвонков и крестцово-седалищной связке (эта порция гомологична m. biceps femoris anterior) (рис. 121—123). Оканчивается первая часть на фиброзной пластинке широкой фасции бедра, в свою очередь закрепляющейся на коленной чашке. Вторая и третья части оканчиваются на латеральной губе бедренной кости. При этом пучки m. gluteus superficialis идут спереди назад, а m. biceps femoris anterior сзади вперед (рис. 124).

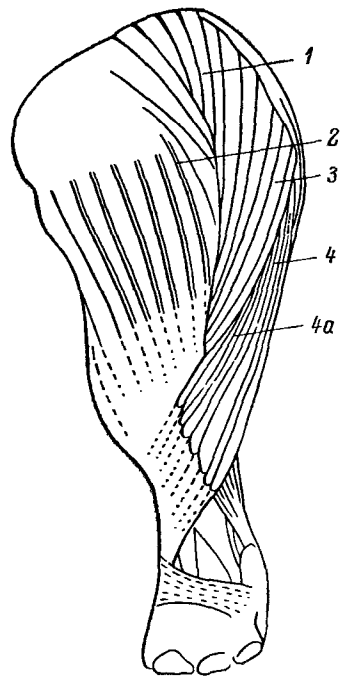


Рис. 124. Мышцы задней конечности африканского слона, наружная поверхность.

1 — m. gluteus superficialis; *2* — m. tensor fasciae latae; *3, 4* — m. biceps femoris: *3* — anterior, *4* — posterior; *4a* — posterior pars femoralis.

M. tensor fasciae latae и m. gluteus superficialis в фазе опоры препятствуют переразгибанию тазобедренного сустава. Аналогичную функцию выполняет и прямая мышца бедра — m. rectus femoris, начинающаяся на специальной шероховатости тела подвздошной кости и оканчивающаяся на коленной чашке, а также m. iliopsoas. В сумме вес этих мышц составляет 16.1—17.3% веса мышц задних конечностей (табл. 14).

К противоположным им по действию относятся заднебедренные мышцы. Группа коротких заднебедренных мышц состоит из уже описанной m. biceps femoris anterior и аддукторов бедра (m. adductor maximus и m. adductor brevis), m. pectineus и m. semimembranosus anterior). Все эти мышцы начинаются на вертикальной ветви и теле седалищной кости (рис. 121—123) и оканчиваются на плантарной стороне бедра (рис. 125). Кроме того, на седалищном бугре начинается m. biceps femoris posterior, одна порция которого оканчивается на латеральной губе бедра непосредственно под окончанием m. biceps femoris anterior (рис. 125), а вторая порция — на гребне большеберцовой кости и потому представляет собой уже мышцу из группы длинных заднебедренных мышц (рис. 126). От второй порции m. biceps femoris posterior к пяточной кости и фасции стопы тянется малорастяжимое сухожилие.

В сумме короткие заднебедренные мышцы составляют у слонов 31.5—32.1% (табл. 14) веса мышц задних конечностей. Аналогичное действие на продвижение туловища оказывают и длинные заднебедренные мышцы, работа которых зависит не только от сгибательно-разгибательных движе-

ний одновременно в коленном и тазобедренном суставах, но и от топографии их прикрепления на тазу и голени. К этим мышцам относятся головки стройных мышц (m. gracilis), m. semimembranosus posterior, m. semitendinosus и описанная выше m. biceps femoris posterior. Все эти мышцы, кроме окончания на голени, имеют связь со стопой, чем еще более осложняется анализ их функций.

Полусухожильная мышца (m. semitendinosus) начинается двумя головками: позвоночной и седалищной: первая — от остистого отростка вто-

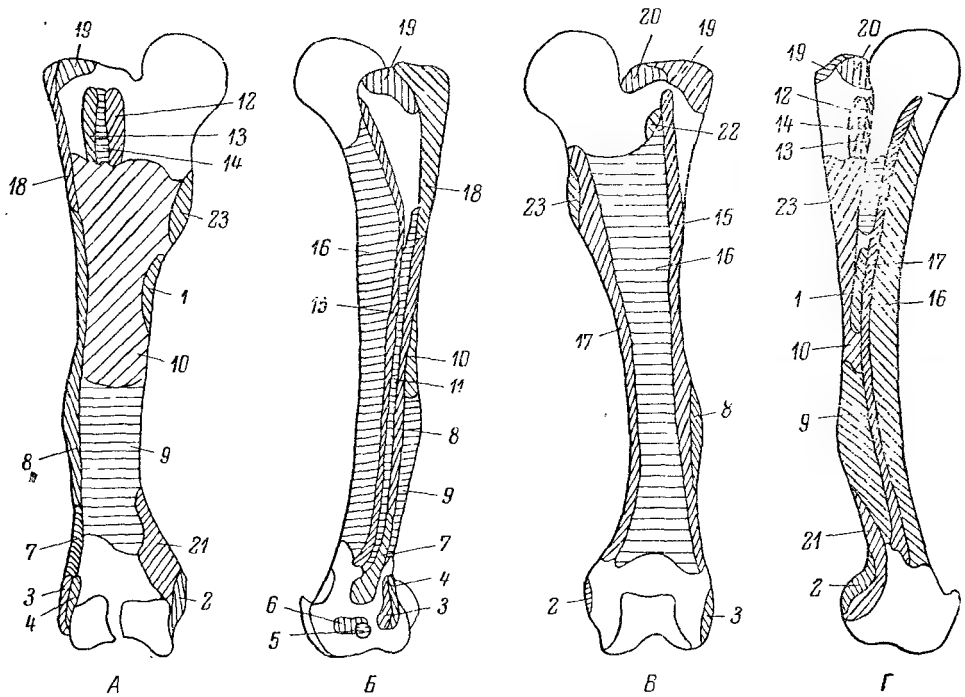


Рис. 125. Места прикрепления мышц задней конечности на бедренной кости африканского слона.

А — вид сзади; *Б* — вид с латеральной стороны; *В* — вид спереди; *Г* — вид с медиальной стороны. *1* — m. pectineus; *2, 3* — m. gastrocnemius: *2* — medialis, *3* — lateralis; *4* — m. plantaris; *5* — m. popliteus; *6* — m. ext. digitorum longus+m. peroneus longus+m. peroneus tertius; *7, 8* — m. biceps femoris: *7* — posterior, *8* — anterior; *9, 10* —m. adductor: *9* — maximus, *10* — brevis; *11* — m. tensor fasciae latae; *12, 13* — m. obturator: *12* — internus, *13* — externus; *14* — m. gemelli cranialis+caudalis; *15—17* — m. vastus: *15* — lateralis, *16* — intermedius, *17* — medialis; *18—20* — m. gluteus: *18* — superficialis, *19* — medius, *20* — minimus; *21* — m. semimembranosus anterior; *22* — m. capsularis; *23* — m. iliopsoas.

рого хвостового позвонка, а вторая — от проксимального седалищного бугра. На уровне дистального седалищного бугра обе головки сливаются, и от места слияния к передней двуглавой мышце тянется хорошо развитое сухожилие. Оканчивается полусухожильная мышца на медиальной губе большеберцовой кости, почти на ее середине. От ее сухожилия до медиальной лодыжки простирается треугольное сухожилие (рис. 124, 127). Кроме того, несколько выше от конечного сухожилия к пяточному бугру и к фасции стопы простирается нерастяжимое сухожилие (рис. 127). Обсуждению функции этой мышцы помогает график изменения длины седалищной головки этой мышцы на протяжении цикла быстрого шага индийского слона (рис. 128). Рисунок содержит два разных графика для седалищной головки m. semitendinosus. Кривая *1* показывает изменение длины заднего края седалищной головки, а кривая *2* отражает влияние на ее длину нерастяжимого сухожилия, простирающегося к стопе, т. е. на натяжение

m. semitendinosus. Как видно из графиков, размах изменения длины полусухожильной мышцы заметно повышается в связи с влиянием растяжки, простирающейся до пяточного бугра. Кроме того, в фазе опоры улучшаются условия ее работы, что связано, во-первых, с повышением напряжения мышцы в фазе свободного переноса конечности из-за ее искусственного удлинения, во-вторых, с тем, что ее напряжение в большей мере используется в фазе опоры, так как растяжка препятствует чрезмерному ее сокращению. Так, в фазе опоры из-за действия растяжки мышца сокращается всего на 9%, а если искусственно исключить ее влияние, это сокращение

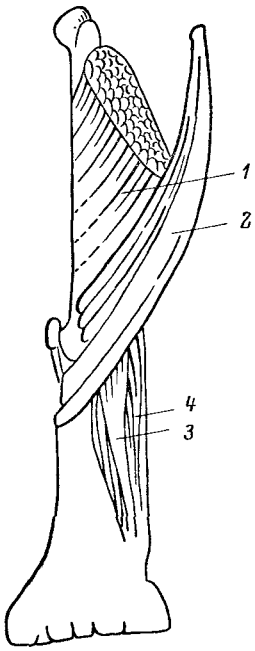


Рис. 126. Двуглавая мышца бедра африканского слона.

1, *2* — m. biceps femoris: *1* — anterior, *2* — posterior; *3* — сухожильная оттяжка к пяточному бугру; *4* — m. gastrocnemius.

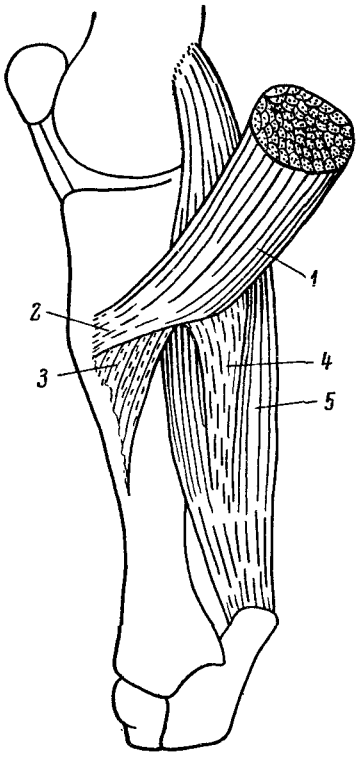


Рис. 127. Окончание полусухожильной мышцы у африканского слона.

1 — m. semitendinosus; *2* — его сухожилие; *3* — эластичная оттяжка на голень; *4* — фиброзная оттяжка к m. gastrocnemius; *5* — m. gastrocnemius.

должно быть равным 16—17% (рис. 128). Описанные условия работы m. semitendinosus осложняются еще влиянием позвоночной головки и сухожильного тяжа к m. biceps femoris anterior. Позвоночная головка, активно подтягивая седалищную, играет роль своеобразного буфера, улучшающего работу седалищной головки, а тяж к m. biceps femoris anterior не позволяет оттягивать назад место соединения позвоночной и седалищной головок. Это последнее действие оказывается особенно важным в последние моменты фазы опоры, когда прямая от места начала позвоночной головки к концу всей мышцы располагается каудальнее места соединения обеих головок (рис. 114).

Сходную функцию несет и m. biceps femoris posterior, бедренная головка которого по своему воздействию аналогична позвоночной головке m. semitendinosus, а сухожилие к каудальной части этого мускула целиком повторяет роль растяжки m. semitendinosus.

Стройные мышцы (m. gracilis anterior et posterior) начинаются общим сухожилием от симфиза тазовых костей, отступя от переднего края на четверть его длины. Само сухожилие в своей средней части заметно истончается, что позволяет проводить условное разделение этой мышцы на переднюю и заднюю стройные мышцы. Оканчивается передняя порция стройной мышцы на медиальном надмыщелке большеберцовой кости и по ее медиальной губе. В нее же с внутренней стороны вплетаются волокна от задней порции, тем самым и окончание этих порций по своей топографии чрезвычайно напоминает соединение m. gracilis anterior и m. gracilis posterior копытных (рис. 107, 129). Все это вместе взятое приводит меня к мысли о наличии у слонов двух еще не полностью разделенных стройных мышц. Кроме того, в этот комплекс стройных мышц вплетается m. semimembranosus posterior. Начинается последняя по всему каудальному краю седалищной кости. Затем мышечные пучки, постепенно конвергируя, спускаются к голени и оканчиваются плотным сухожилием, срастающимся с общим сухожилием стройных мышц (рис. 129). От каудального края общего конечного сухожилия стройных мышц и m. semimembranosus posterior начинается нерастяжимое сухожилие, простирающееся к фасции стопы и пяточному бугру.

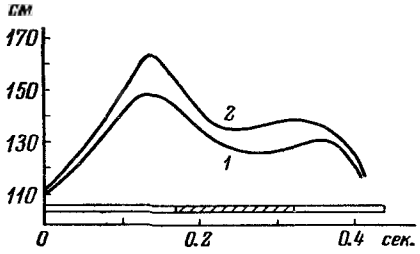


Рис. 128. Изменение длины полусухожильной мышцы на протяжении цикла быстрого шага африканского слона.

1 — исключая влияние сухожильной оттяжки; *2* — с влиянием сухожильной оттяжки; *заштрихованная часть линейки* — фаза опоры. *По оси абсцисс* — время в сек.; *по оси ординат* — длина в см.

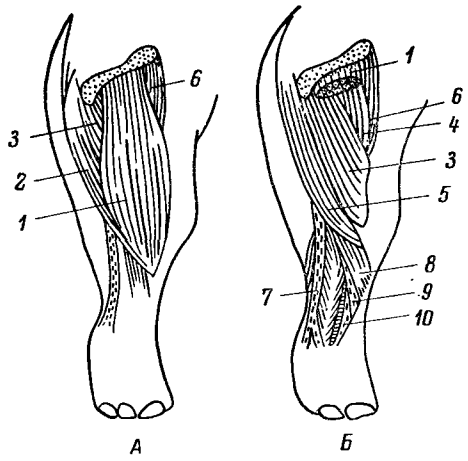


Рис. 129. Мышцы задней конечности африканского слона с медиальной стороны.

А — поверхностный слой; *Б* — глубокий слой; *1* — m. gracilis; *2* — m. semimembranosus posterior; *3*, *4* — m. adductor maximus: *3* — задние пучки, *4* — передние пучки; *5* — m. semimembranosus anterior; *6* — m. pectineus; *7* — фиброзная оттяжка к m. gastrocnemius от m. semitendinosus и m. gracilis; *8* — сухожилие m. semitendinosus; *9*, *10* — его эластические оттяжки к голени.

Рассматривая изменение длины стройных мышц и m. semimembranosus posterior на протяжении цикла быстрого шага, мы видим, что общее сокращение первых невелико, а передний край стройных мышц в фазе опоры действует как растяжка на задний (аналогично действию m. gracilis anterior у копытных, см. стр. 132). Изменение длины m. semimembranosus posterior на протяжении цикла быстрого шага по своему характеру очень близко к таковому m. semitendinosus. Нужно думать, что сухожилие, простирающееся от каудального края стройных мышц и m. semimembranosus posterior к пяточному бугру, тоже действует аналогично таковому m. semitendinosus.

В целом группа длинных заднебедренных мышц вместе с короткими заднебедренными и заметно развитыми ягодичными мышцами действует на разгибание тазобедренного сустава с силой, заметно превышающей

силу всех сгибателей этого сустава. Сила разгибания тазобедренного сустава для слонов чрезвычайно важна в связи с тем, что во время быстрого шага имеется стадия опоры на одну заднюю конечность. В это время тяжесть тела слонов стремится согнуть тазобедренный сустав. При этом прямолинейное перемещение туловища может быть обеспечено только в том случае, если сила разгибателей тазобедренного сустава сможет противодействовать сгибающему моменту тяжести тела. Учитывая, что центр тяжести тела слонов расположен ближе к передним, а не к задним конечностям, становится понятной необходимость большого развития разгибателей тазобедренного сустава. Особенно велико сгибательное действие центра тяжести на тазобедренный сустав к концу одноногой стадии опоры, когда центр тяжести особенно удален от точки соприкосновения конечности с землей (рис. 120). Поэтому не удивительно, что превалирование суммарной относительной силы разгибания тазобедренного сустава над относительной силой его сгибания у слонов возрастает на протяжении всей фазы опоры (см. подробнее выше, стр. 159).

В сумме вес разгибателей тазобедренного сустава составляет у слонов 60.2—61.6% веса мышц задних конечностей при 51.0—63.9% у копытных (табл. 8 и 14). Таким образом, основные рабочие группы мышц задней конечности слонов (разгибатели тазобедренного сустава) оказываются развитыми даже более, чем у многих высокоспециализированных в беге копытных.

Кроме повышения силы разгибателей тазобедренного сустава, у слонов усиливаются и собственно разгибатели коленного сустава, а именно три бедренные головки четырехглавой мышцы бедра. Выпрямленное положение конечностей (при сильно разогнутом коленном суставе) на протяжении всей нагруженной фазы опоры приводит к очень небольшому размаху сокращения бедренных головок четырехглавой мышцы бедра. Поэтому, кроме усиления, связанного с увеличением массы мышц (ср. табл. 14 с табл. 8), у слонов наблюдается и структурная перестройка латеральной головки четырехглавой мышцы бедра. У слонов эта головка становится пятиперистой. Сухожильная прослойка, образующая наиболее близкое к бедру первое перо этой мышцы, несколько вогнута. Поэтому при стоянии слона она может работать по принципу мышц-растяжек (Гамбарян, 1957). В общем же перистое ее строение приводит дополнительно к значительному увеличению мощности собственно разгибателей коленного сустава.

К концу фазы опоры из-за сильного разгибания коленного сустава (рис. 115) значительно напрягаются длинные заднебедренные мышцы и мышцы, лежащие спереди от тазобедренного сустава — m. tensor fasciae latae, m. gluteus superficialis, а также поверхностная фасция задней конечности. Все это вместе обеспечивает резкое сгибание тазобедренного и коленного суставов с самого начала фазы свободного переноса конечностей. Особенно следует отметить работу поверхностной фасции задней конечности, обеспечивающей автоматичность сгибания коленного и тазобедренного суставов вместе с мышцами, растянувшимися к концу фазы опоры. Латеральный листок наружной фасции задней конечности выражен слабо. Этот листок прикрывает тонким эластичным слоем 2—3 мм толщиной m. gluteus superficialis. Спереди он оканчивается на малорастяжимой фиброзной широкой фасции бедра, а сзади переходит в фасцию голени (рис. 130). Более дифференцирован и хорошо развит медиальный пласт поверхностной фасции, начинающийся двумя зубцами. Первый из них прикрепляется по всему вентральному гребню подвздошной кости вплоть до переднего края лонной кости, прикрывая с медиальной стороны m. tensor fasciae latae. Второй представляет собой крепкое фиброзное сухожилие около 40 мм в поперечнике, начинающееся от лонной кости, расположен-

ное на специальной шероховатости между началом гребешковой мышцы и длинного аддуктора бедра. Постепенно это сухожилие расширяется и переходит в эластичный пласт толщиной 12—14 мм, прикрывающий медиально все мышцы бедра. На верхней трети бедра пучки от обоих зубцов перекрещиваются, объединяются и общим пластом переходят в фасцию

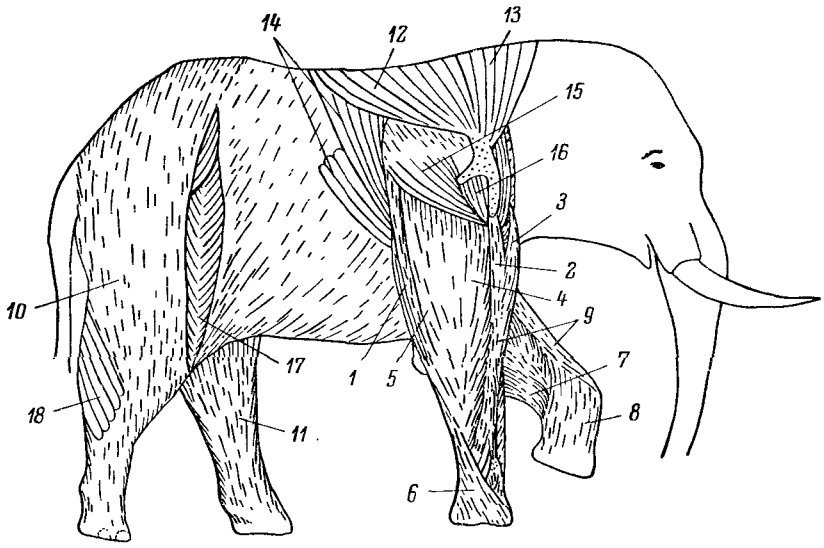


Рис. 130. Поверхностные фасции и мышцы африканского слона.

1 — тяж от каудального угла лопатки к олекранону; *2, 3* — начало акромиолучевой связки: *2* — от акромиона, *3* — от бугра лопатки; *4, 5* — промежуточные пучки между акромиолучевой связкой и тяжом от каудального угла лопатки; *6—8* — фасции кисти: *6* — латеральная, *7* — медиальная глубокая, *8* — медиальная поверхностная; *9* — акромиолучевая связка; *10, 11* — поверхностные фасции задней конечности: *10* — латеральная, *11* — медиальная; *12* — m. spinotrapezius; *13* — m. acromiotrapezius; *14* — m. latissimus dorsi; *15* — m. spinodeltoideus; *16* — m. acromiodeltoideus; *17* — m. vastus lateralis; *18* — m. biceps femoris posterior.

голени, плотно закрепленную на стопе и медиальной губе большеберцовой кости. Именно этот слой поверхностной фасции и создает автоматическое подтягивание голени в фазе свободного переноса конечностей. В установочный период фазы свободного переноса разгибатели тазобедренного и коленного суставов вновь выпрямляют конечность и она ставится на землю с тем, чтобы начался новый цикл движения.

Фасции и мышцы передней конечности

В фазе опоры органы движения передних конечностей, как и задних, обеспечивают продвижение туловища вперед. Однако даже упрощенная схема работы передних конечностей значительно сложнее приведенной выше схемы работы задних конечностей. Во время быстрого шага у слона в момент приземления и перед отрывом передней конечности на ее работу действуют следующие силы: продолжающийся или начинающийся толчок задних конечностей, инерция движения, тяжесть тела и действие скелета и мышц передних конечностей. В середине же фазы опоры, когда у слона остается на земле только одна конечность, задняя конечность уже не оказывает влияния на движение животного.

Прежде чем рассматривать работу мышц переднего пояса, полезно сравнить относительную подвижность лопатки у слонов и копытных. У копытных грудная клетка подвижно закрепляется между лопатками при помощи зубцов m. serratus ventralis, которые начинаются на дистальных

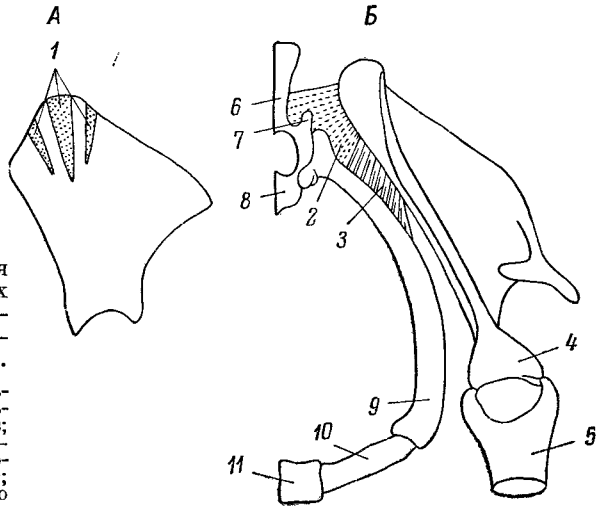


Рис. 131. Схема прикрепления сухожильных тяжей от грудных позвонков к лопатке (*А*) и площадей их прикрепления на лопатке (*Б*) у африканского слона.

1 — площадь прикрепления сухожильных тяжей на лопатке; *2* — сухожильный тяж; *3* — m. serratus ventralis; *4* — лопатка; *5* — плечевая кость; *6* — остистый отросток III грудного позвонка; *7* — его суставной отросток; *8* — его тело; *9* — ребро; *10* — его хрящ; *11* — сегмент грудной кости.

Рис. 132. Схема действия основных мышц переднего пояса в начале и конце фазы опоры во время быстрого шага слона.

1 — m. rhomboideus capitis; *2* — m. acromiotrapezius; *3* — m. spinotrapezius; *4* — m. serratus ventralis pars thoracalis; *5* — m. serratus ventralis pars cervicalis; *6* — m. omotransversarius inferior; *7* — m. ectopectoralis; *8* — m. endopectoralis; *9* — m. sternoscapularis; *10* — m. brachiocephalicus; *11* — m. latissimus dorsi.

концах ребер и оканчиваются на позвоночном крае лопатки. Только у жирафы вентральная зубчатая мышца начинается на проксимальных концах ребер и даже реберных бугорках. От этих бугорков к позвоночному краю лопатки протягиваются хорошо выраженные сухожильные зеркальца. Такое строение вентральной зубчатой мышцы жирафы сильно ограничивает подвижность проксимального края лопатки по отношению к грудной клетке. У слонов от медиальной поверхности лопатки в области бугра позвоночного края к бугру третьего ребра, основанию остистого отростка и сосцевидному отростку III грудного позвонка простирается мощный фиброзный тяж толщиной до 5—6 см. Ко II и IV ребру и грудным позвонкам от вышеупомянутого бугра позвоночного края лопатки подходят менее выраженные сухожильные тяжи толщиной не более 1 см (рис. 131). Эти три сухожильных тяжа почти полностью обездвиживают проксимальный конец лопатки слонов по отношению к грудной клетке. В результате

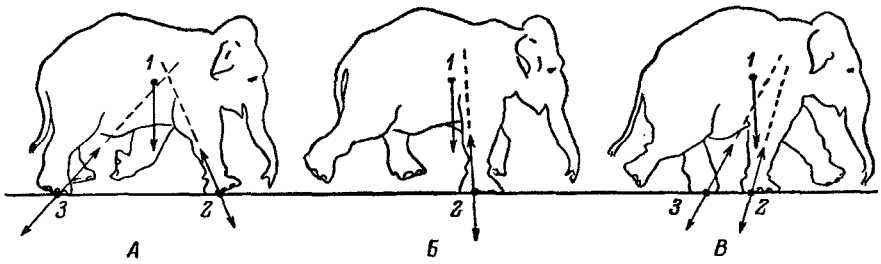


Рис. 133. Три момента фазы опоры на передние конечности во время быстрого шага у слона и силы, действующие на его тело.

А — начало; *Б* — середина; *В* — конец фазы опоры; *1* — сила тяжести; *2* — сила толчка передними конечностями; *3* — сила толчка задними конечностями.

ось движения лопатки по отношению к грудной клетке у слонов приходится на ее проксимальный конец в области бугра лопатки и основание остистого отростка грудного позвонка.

В подготовительном периоде у слонов сгибаются плечевой и локтевой суставы, амортизируя толчок, а в разгонном периоде фазы опоры они разгибаются (рис. 116), придавая активный толчок туловищу животного. Эти движения локтевого и плечевого суставов и изменение формы кисти позволяют верхушке лопатки перемещаться почти в горизонтальной плоскости (рис. 117).

По отношению к верхушке лопатки тело слона имеет опрокидывающий момент (вращение по направлению часовой стрелки на рис. 132). Если принять его за положительный, а момент обратного вращения за отрицательный, то можно оценить влияние мышц переднего пояса на эти движения. В фазе опоры действие мышц переднего пояса направляет равнодействующую толчка передних конечностей кпереди от общего центра тяжести, увеличивая опрокидывающий момент. В начале фазы опоры (рис. 133, *А*) толчок, передаваемый туловищу, направлен против движения (амортизация толчка и торможение). Однако в это время еще действует толчок, передаваемый задней конечностью и нейтрализующий это отрицательное для продвижения туловища действие. К средине фазы опоры (рис. 133, *Б*), когда центр тяжести еще не пересек вертикаль, проходящую через точку опоры, мышцы переднего пояса, создавая опрокидывающий момент, уже дают тягу, а тем самым и некоторое ускорение вперед. В конце фазы опоры (рис. 133, *В*), когда направление толчка передней конечности становится благоприятным для пропульсии и уже включается в работу следующая задняя конечность, опрокидывающий момент становится несущественным.

Рычаг приложения силы в начале фазы опоры у m. ectopectoralis равен +11.8, m. endopectoralis +11.5, m. sternoscapularis +5.3, грудной части m. serratus ventralis +1.0, m. spinotrapezius +2.6 и m. latissimus dorsi +7.1. Суммарный момент положительного вращения туловища (произведение плеча рычага на относительный вес этих мышц, табл. 15) равен +216.5. Рычаг приложения m. brachiocephalicus (m. cleidomastoideus + m. clavodeltoideus) равен —9.0, шейной части m. serratus ventralis —0.3, m. omotransversarius inferior —5.5, m. acromiotrapezius —5.0 и m. rhomboideus —0.5, а суммарный момент —68.5. Таким образом, в начале фазы опоры только из-за влияния мышц переднего пояса опрокидывающий момент в 3.2 раза выше относительной силы его торможения. Постепенно тормозящее действие мышц переднего пояса возрастает и к концу фазы опоры почти выравнивается с опрокидывающим их действием. Так, рычаг приложения m. ectopectoralis становится равным —10.6, m. sternoscapularis —1.8, m. brachiocephalicus —8.8, m. serratus ventralis —1.8 и —1.7, m. omotransversarius inferior —6.0, m. acromiotrapezius —3.8 и m. rhomboideus —0.6, а суммарный относительный момент движения —114.6. Положительным рычаг приложения сил сохраняется для m. latissimus dorsi +8.3, m. endopectoralis +8.3 и m. spinotrapezius +2.9, а их относительный суммарный момент движения (+156.3) только в 1.3 раза больше тормозящего эффекта.

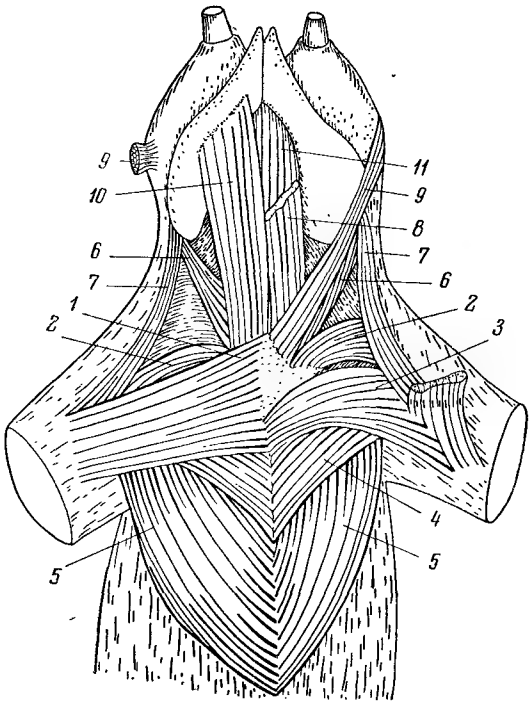


Рис. 134. Мышцы переднего пояса африканского слона (вид снизу).

1 — m. ectopectoralis; *2* — m. sternoscapularis; *3* — *5* — m. endopectoralis; *6* — m. sternomastoideus; *7* — m. cleidomastoideus; *8* — m. sternohyoideus; *9* — m. sternomaxillaris; *10* — m. sternomandibularis; *11* — m. digastricus.

Таким образом, если для задних конечностей, играющих основную пропульсивную роль в движении у слонов, до конца фазы опоры наблюдается рост преобладания эффекта разгибания тазобедренного сустава над его сгибающим действием, то опрокидывающий момент, вызванный передними конечностями, постепенно затухает.

Особенности строения мышц переднего пояса слона позволяют уточнить рассмотренную общую схему их работы. У слонов трапециевидная мышца не имеет типичной ключичной части, тем не менее ее начало распространяется на голову (рис. 130, 135). Головная порция m. acromiotrapezius оканчивается на основании метакромиального и акромиального отростков лопатки и представляет собой самую мощную часть всей мышцы. Остальная часть этой мышцы начинается на средней линии шеи и оканчивается на ости лопатки между метакромиальным отростком и бугром ости (рис. 135). Сокращение головной порции m. acromiotrapezius влияет на подтягивание вперед плечевого сустава в фазе свободного переноса и тормозит перемещение туловища в фазе опоры.

У слонов имеются две порции m. omotransversarius: m. omotransversarius inferior et superior. Обе начинаются от крыла атланта, но m. omotransversarius superior оканчивается на позвоночном крае и проксимальной трети ости лопатки, а m. omotransversarius inferior — на метакромиальном отростке лопатки (рис. 132, 135). Так как центр движения лопатки расположен в области бугра ее позвоночного края, сокращение обоих m. omotransversarius влияет на перемещение плечевого сустава вперед в фазе свободного переноса конечностей и тормозит движение туловища в фазе опоры. Эти три мышцы тормозят перемещение туловища по отношению к конечностям.

M. cleido-mastoideus начинается на сосцевидном отростке височной кости и оканчивается на ключичной части дельтовидной мышцы, которая

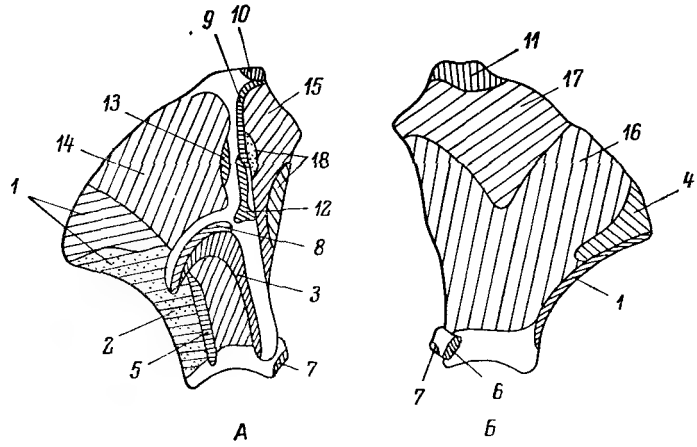


Рис. 135. Места прикрепления мышц передних конечностей на лопатке африканского слона.

А — вид с латеральной; *Б* — вид с медиальной стороны; *1* — m. anconeus longus; *2* — m. spinodeltoideus; *3* — m. acromiodeltoideus; *4* — m. teres major; *5* — m. teres minor; *6* — m. coracobrachialis; *7* — m. biceps brachii; *8*, *9* — m. omotransversarius: *8* — inferior, *9* — superior; *10*, *11* — m. rhomboideus: *10* — capitis, *11* — thoracalis+cervicalis; *12* — m. acromiotrapezius; *13* — m. spinotrapezius; *14* — m. infraspinatus; *15* — m. supraspinatus; *16* — m. subscapularis; *17* — m. serratus ventralis; *18* — m. sternoscapularis.

в свою очередь оканчивается на дистальной части продолжения гребня большого бугра плечевой кости (рис. 136). Сокращение этих мышц приводит к выдвижению вперед дистальной части лопатки и плечевой кости, а вместе с ними и плечевого сустава в фазе свободного переноса конечностей и оказывает тормозное влияние на продвижение туловища вперед в фазе опоры.

Грудные мышцы слонов хорошо дифференцируются на три части: 1) грудино-лопаточная мышца (m. sternoscapularis) начинается от переднего края первого ребра и оканчивается на краниальном крае лопатки и фасции предостной мышцы (рис. 132, 135); 2) наружная грудная мышца (m. ectopectoralis) начинается на рукоятке грудины и I сегменте грудной кости и оканчивается двумя ножками. Первая ножка, прикрывая пучки m. endopectoralis, идет к гребню большого бугра плечевой кости, оканчиваясь непосредственно дистальнее окончания m. endopectoralis на медиальной его шероховатости (рис. 136). Вторая ножка оканчивается на поверхностной фасции плеча и вместе с нею простирается до медиального надмыщелка плечевой кости, оканчиваясь на сухожилии, представляющем собой перерожденный m. pronator teres; 3) m. endopectoralis начинается у слонов от второго сегмента грудной кости до основания

мечевидного отростка, а у африканского слона — и по этому отростку и даже по краниальной части белой линии живота и оканчивается непосредственно под окончанием m. supraspinatus на гребне большого бугра плечевой кости, спускаясь по нему вплоть до верхней границы окончания m. ectopectoralis. Самые каудальные пучки этой мышцы оканчиваются наиболее проксимально, а краниальные дистально, образуя перекрест мышечных пучков m. endopectoralis. Действия этих трех частей грудных мышц слона хорошо иллюстрируются графиком изменения длин их волокон на протяжении цикла скорого шага (рис. 137). Перед подробным обсуждением их работы нужно отметить, что для переднего края m. endopectoralis, m. sternoscapularis и m. ectopectoralis изменение длин

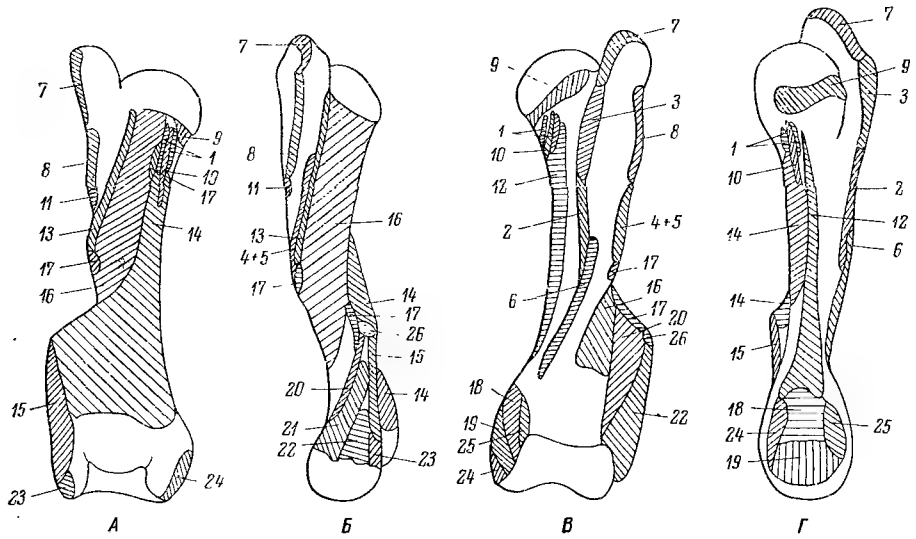


Рис. 136. Места прикрепления мышц передних конечностей на плечевой кости африканского слона.

А — вид с волярной стороны; *Б* — вид с латеральной стороны; *В* — вид с дорзальной стороны; *Г* — вид с медиальной стороны; *1* — m. latissimus dorsi; *2* — m. ectopectoralis; *3* — m. endopectoralis; *4, 5* — m. spino-, acromiodeltoideus; *6* — m. clavodeltoideus; *7* — m. supraspinatus; *8* — m. infraspinatus; *9* — m. subscapularis; *10, 11* — m. teres: *10* — major, *11* — minor; *12* — m. coracobrachialis; *13, 14* — m. anconeus: *13* — lateralis, *14* — medialis; *15* — m. epitrochleoanconeus; *16* — m. brachialis; *17* — m. brachioradialis; *18* — m. palmaris longus; *19* — m. fl. digitorum profundus; *20* — m. ext. carpi radialis longus et brevis; *21, 22* — m. ext. digitorum: *21* — communis, *22* — lateralis; *23* — m. ext. carpi ulnaris; *24, 25* — m. fl. carpi: *24* — ulnaris, *25* — radialis; *26* — сухожильная ножка к акромиолучевой связке.

волокон мышц определялось не по их положению на врисованных в последующие кадры скелетах, а с вычислением поправок. Дело в том, что при перемещении плечевой кости по отношению к грудине можно измерить лишь изменения длины проекции мышцы на горизонтальную плоскость, а не истинную их длину. Поэтому для каждого случая истинная длина мышцы высчитывалась по ее проекции. При этом длина одного катета была постоянной (расстояние от грудины до плечевой кости), а второго равна проекции длины мышцы. Прослеживая высчитанные таким способом изменения длин отдельных частей грудной мышцы на протяжении цикла быстрого шага, мы видим, что с самого начала фазы опоры все эти части дружно сокращаются, обеспечивая продвижение туловища между конечностями. Затем постепенно m. sternoscapularis и m. ectopectoralis, а позже и передние порции m. endopectoralis достигают минимума своей длины и вновь начинают удлиняться (рис. 137). Только каудальная часть m. endopectoralis продолжает укорачиваться до самого конца фазы опоры. С самого начала фазы свободного переноса начинают сокращаться m. ster-

noscapularis, m. ectopectoralis и передние пучки m. endopectoralis, обеспечивая ускоренное перемещение плечевого сустава вперед, а к концу этой фазы они вновь удлиняются. Таким образом, в наиболее ответственный период фазы опоры все грудные мышцы вместе обеспечивают ускорение движению туловища между конечностями. Все эти мышцы в сумме представляют одну из основных сил, влияющих на образование опрокидывающего момента туловища. В дальнейшем m. ectopectoralis, m. sternoscapularis обеспечивают разгибание плечевого и локтевого суставов, облегчая работу ряда мышц свободной передней конечности, необходимую для передачи толчка туловищу. В начале же фазы свободного переноса перед-

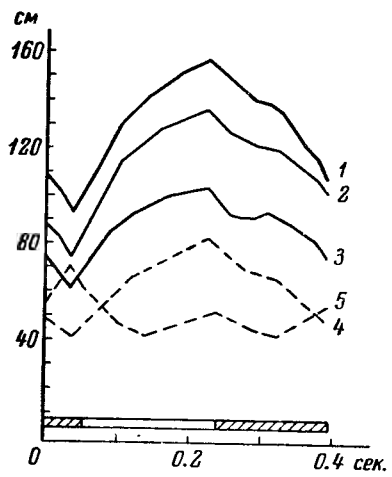


Рис. 137. Изменение длины грудных мышц на протяжении цикла быстрого шага африканского слона.

1—3 — m. endopectoralis: *1* — каудальные, *2* — средние, *3* — краниальные пучки; *4—5* — m. ectopectoralis: *4* — каудальные, *5* — краниальные пучки. *По оси абсцисс* — время в сек.; *по оси ординат* — длина в см (*заштрихованная часть линейки* — фаза опоры).

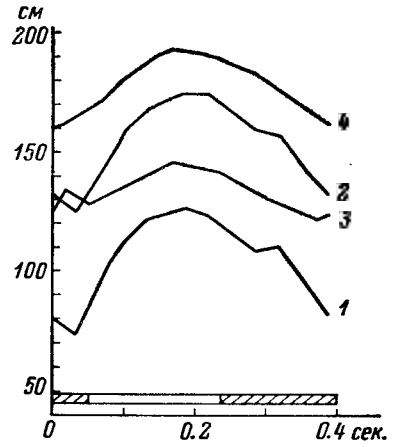


Рис. 138. Изменение отдельных порций широчайшей мышцы спины (m. latissimus dorsi) на протяжении цикла быстрого шага африканского слона.

1, 2 — реберные; *3, 4* — позвоночные пучки. На осях то же, что на рис. 137.

ние части грудных мышц действуют как синергисты m. acromiotrapezius, m. omotransversarius superior et inferior и m. cleidomastoideus, обеспечивая ускорение перемещения плечевого сустава вперед. Под конец же этой фазы вся грудная мышца в целом затормаживает перемещение проксимальных частей передней конечности, что приводит к установке ее для следующей фазы опоры.

Из мышц, влияющих на протягивание туловища между конечностями, кроме группы грудных мышц, большое значение имеет широчайшая мышца спины и отчасти спинная часть трапециевидной мышцы. Широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi) у африканского и индийского слонов имеет по семи реберных зубцов от V по XI ребро. У африканского слона зубец от V ребра начинается отступя от реберного хряща почти на треть длины ребра, а зубец от XI ребра располагается несколько выше половины длины ребра. У индийского слона зубец от V ребра начинается почти на уровне реберного хряща, а зубец от XI ребра — выше $^4/_5$ его длины, т. е. у африканского слона эта часть значительно компактнее, чем у индийского. Кроме ребер, эта мышца начинается также от остистых отростков грудных позвонков — от IV по VIII у индийского слона и от V по XI у африканского

слона. Обе эти части сливаются и двумя ножками оканчиваются с двух сторон конечного сухожилия m. teres major. Спинная часть трапециевидной мышцы (m. spinotrapezius) начинается на остистых отростках грудных позвонков и оканчивается на бугре ости лопатки.

Рассматривая график изменения длин отдельных частей широчайшей мышцы спины на протяжении цикла быстрого шага, мы видим довольно сходную картину. Для изучения изменения длин пучков этой мышцы взяты четыре крайние точки: от V и XI ребер и от остистых отростков V и XI грудных позвонков (рис. 138). Как видно из этого графика, наибольшее удлинение пучков широчайшей мышцы спины приходится на самое начало фазы опоры, затем на протяжении этой фазы до самого ее конца мышца равномерно укорачивается. В фазе свободного переноса пучки широчайшей мышцы спины удлиняются сначала довольно резко, а затем менее интенсивно. Максимальный размах сокращения пучков от V ребра равен 41% его максимальной длины; для пучков от XI ребра — 28%; для пучков от V остистого отростка — 16%, от XI — 17%.

Длина пучков спинной части трапециевидной мышцы меняется мало, так как ее пучки оканчиваются на бугре ости лопатки близко от центра движения конечности. В результате изменение длины пучков этой мышцы не превышает 6—7% максимальной ее длины и трудно уловимо методом врисовки мышц.

Приведенный выше анализ работы мышц переднего пояса не дает достаточно четкой картины работы передних конечностей без учета действия наиболее важных мышц свободной конечности. Из них наибольший интерес представляют разгибатели плечевого и локтевого суставов, работа которых вместе с мышцами переднего пояса обеспечивает передачу толчка туловищу в фазе опоры. К разгибателям плечевого сустава относятся две односуставные мышцы — предостная (m. supraspinatus) и заостная (m. infraspinatus), начинающиеся соответственно от предостной и заостной ямок лопатки и оканчивающиеся на большом бугре плечевой кости. Из разгибателей локтевого сустава нужно рассмотреть как односуставные мышцы — латеральную и медиальную головки трехглавой мышцы плеча (m. anconeus lateralis et m. anconeus medialis) и m. epitrochleoanconeus, которые начинаются от плечевой кости (рис. 136) и оканчиваются на олекраноне, так и двусуставную — длинную головку трехглавой мышцы плеча (m. anconeus longus), которая начинается от обширной площади каудальной площадки лопатки (рис. 135) и оканчивается на верхушке олекранона. Все перечисленные односуставные мышцы сокращаются и растягиваются вместе с разгибанием и сгибанием плечевого и локтевого суставов (рис. 116). Работа же длинной головки трехглавой мышцы плеча одновременно зависит от соотношений сгибательно-разгибательных движений в обоих этих суставах и от топографии начала ее волокон. Поэтому для изучения работы m. anconeus longus рассмотрим зависимость изменения длин волокон на протяжении цикла полного шага от положения начала отдельных ее пучков. Для этого приводятся графики изменения длины пучков, расположенных наиболее дистально, наиболее проксимально и срединно (рис. 139). Как видно из рисунка, в фазе опоры сначала вместе с разгибанием плечевого и локтевого суставов происходит их удлинение, а затем сокращение, которое продолжается несколько дольше, чем сгибание локтевого и плечевого суставов (рис. 116 и 139). Затем они начинают удлиняться, с тем чтобы уже в фазе свободного переноса вновь сократиться вместе со сгибанием плечевого и локтевого суставов. Однако если сгибание этих суставов длится до половины фазы свободного переноса, а для локтевого и несколько дольше, то волокна сперва укорачиваются, затем удлиняются и вновь укорачиваются до половины фазы переноса, чтобы уже до самого конца этой фазы опять удлиняться (рис. 139). При

этом вершина зубца удлинения волокон появляется тем позже, чем дистальнее прикрепление пучков на лопатке. Общий размах сокращения этой мышцы колеблется в пределах 10% наибольшей их длины для всех участков длинной головки трехглавой мышцы плеча. Интересно отметить, что примерно равный размах сокращения всех волокон этой мышцы объясняется своеобразной формой лопатки, в которой сильно расширяется и нависает вниз каудальная площадка. Малый процент сокращения волокон этой мышцы обеспечивает оптимальные условия ее работы на всем протяжении цикла движения. Кроме описанных мышц, перед изучением работы конечности в целом следует рассмотреть строение поверхностной фасции передней конечности.

Общую фасцию передней конечности слонов можно подразделить на латеральный и медиальный пласты. Самый поверхностный слой, общий для латеральной и медиальной поверхности, лежит непосредственно под подкожной жировой клетчаткой. Этот слой очень тонкий (не более 2 мм), состоит из рыхлой фиброзной ткани, почти без примеси эластических волокон и прикрывает всю мускулатуру туловища и конечности и более глубоко лежащий слой. Латеральная поверхностная фасция отделяется от медиальной только со второго слоя. Начинается она от обширной поверхности, в трех местах которой наблюдаются ее утолщения в виде мощных зубцов. Первый из этих зубцов (рис. 130, *1*) начинается от каудального угла лопатки, второй — от акромиального отростка (рис. 130, *2*), а третий — от бугра лопатки (рис. 130, *3*). Между зубцами акромиального отростка и каудального угла лопатки фасция прикрепляется на дистальной линии дельтовидной мышцы. От гребня большого бугра плечевой кости к внутренней стороне поверхностной фасции области плеча подходят эластические тяжи, производные фасции двуглавого и плечевого мускулов.

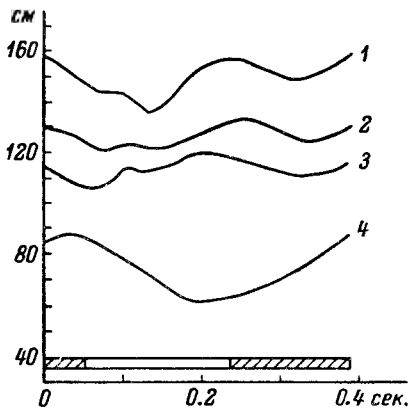


Рис. 139. Изменение длины мышц на протяжении цикла быстрого шага африканского слона.

1—3 — m. anconeus longus: *1* — проксимальные, *2* — средние, *3* — дистальные пучки; *4* — m. biceps brachii. На осях то же, что на рис. 137.

Зубец от каудального угла лопатки тянется до олекранона, а зубцы от бугра лопатки и акромиона срастаются в пласт 100—120 см шириной и 25 мм толщиной. Между этим пластом и тяжем от каудального угла лопатки косо вниз и вбок простираются перекрещивающиеся эластические пучки промежуточного пласта поверхностной фасции плечевой области (рис. 130, *5*). Около проксимального конца латерального надмыщелка плечевой кости в тяж от акромиального отростка вливаются мощные эластические пучки, отчего на предплечье этот тяж достигает толщины до 65 мм и, оставаясь таким, тянется до дистального конца лучевой кости, где и закрепляется двумя ножками, пропуская между ними сухожилие латерального разгибателя пальцев — акромио-радиальную связку (Дружинин, 1941). От каудального угла лопатки, кроме зубца поверхностной фасции, начинается и более глубокий тяж, который проникает между латеральной и длинной головками трехглавой мышцы плеча и оканчивается на латеральном гребне олекранона. От олекранона независимо от фасций плечевой кости начинается наружная латеральная фасция кисти (рис. 130, *6*).

Первый слой поверхностной медиальной фасции начинается от внутренней поверхности акромио-радиальной связки. Второй же слой ме-

диальной фасции начинается мощным зубцом от медиального края гребня большого бугра плечевой кости (рис. 140, *2*). К нему от медиального листка фасции двуглавой мышцы (рис. 140, *1*) и от медиального надмыщелка плечевой кости (рис. 140, *3*) подходят мощные эластические тяжи, получающие дополнительные пучки от олекранона (рис. 140, *4*).

Все эти образования идут к дистальной половине медиальной губы лучевой кости и фасции кисти, как внутренний слой фасции предплечья (рис. 140, *5*, *6*). Они почти целиком состоят из эластических волокон, растягиваемых тяжестью тела или активным напряжением мышц. Поэтому при отсутствии напряжения все эти фасции автоматически сокращаются. В фазе свободного переноса конечностей тяж от каудального угла лопатки подтягивает вверх олекранон и вместе с ним сгибает плечевой сустав. Акромио-радиальная связка резко сгибает локтевой сустав, подтягивая вверх лучевую кость, а медиальная и латеральная фасции кисти сгибают кистевой сустав. Тем самым действие всех тяжей наружной фасции передней конечности без всяких мышечных усилий подтягивает конечность вверх, облегчая ее свободный перенос вперед.

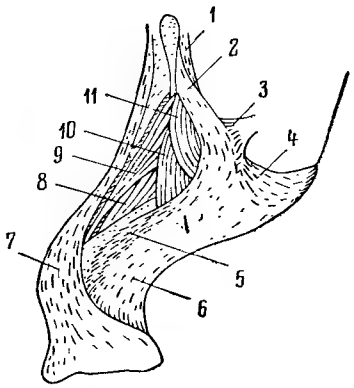


Рис. 140. Фасции предплечья и кисти африканского слона.

1 — тяж от двуглавой мышцы плеча; *2* — тяж от гребня большого бугра плечевой кости; *3* — тяж от медиального надмыщелка плечевой кости; *4* — тяж от олекранона; *5*–*7* — медиальная фасция предплечья: *5* — общая, *6* — глубокая, *7* — поверхностная; *8* — m. ext. carpi radialis longus et brevis; *9* — m. brachioradialis; *10* — m. brachialis; *11* — m. biceps brachii.

Рассматривая в целом работу передней конечности у слонов, нужно отметить, что фиксация лопатки в области бугра ее позвоночного края приводит к совершенно своеобразным функциональным соотношениям и особенностям в строении ее мышц и фасциального покрова.

Чтобы их действие было яснее, исследуем сперва менее нагруженную фазу свободного переноса конечности. В подготовительный период этой фазы конечность подтягивается вверх, плечевой сустав выдвигается вперед и суставы конечностей сгибаются. Продолжается этот период от отрыва конечности до максимума сгибания всех суставов. В момент отрыва передней конечности она почти полностью выпрямлена при максимально разогнутом локтевом и плечевом суставах и осью лопатки, находящейся под углом 95° к горизонтальной плоскости. При этом акромио-радиальная связка, а также медиальная и латеральная фасции конечности самой кисти максимально растянуты. Кроме того, максимально растянуты m. acromiotrapezius, особенно ее головная часть, m. omotransversarius, особенно ее дистальная часть, m. sternoscapularis и m. ectopectoralis, m. brachioradialis, m. brachialis, m. biceps brachii, а также сгибатели пальцев. Как только конечность оторвалась, нагрузка на нее резко падает, а растянутость всех листков фасции и мышц позволяет ускоренно подтянуть конечность. При этом происходит одновременное сгибание всех суставов конечности. Плечевой сустав сгибается за счет действия m. acromio- et spinodeltoideus, m. teres major и m. latissimus dorsi. Сгибание плечевого сустава приводит к сокращению m. anconeus longus, которое не может даже компенсироваться одновременным сгибанием локтевого сустава, растягивающего эту же мышцу.

В установочном периоде происходит разгибание плечевого и локтевого суставов. При разгибании плечевого сустава действуют две основные системы. Первая состоит из собственно разгибателей плечевого сустава:

m. supraspinatus и m. infraspinatus. Вторая образуется из m. cleidomastoideus, сросшегося с m. clavodeltoideus. Она тянет дистальную часть плечевой кости вперед, а m. latissimus dorsi и группа грудных мышц тормозят перемещение проксимальной части плеча вперед. Их одновременное действие приводит к образованию пары сил, вращающих плечо и разгибающих плечевой сустав. Кроме того, m. omotransversarius inferior и головная часть m. acromiotrapezius продолжают двигать дистальную часть лопатки вперед. Возникшее в связи с разгибанием плечевого сустава натяжение длинной головки трехглавой мышцы приводит к разгибанию локтевого сустава, а m. brachioradialis, оканчивающийся на лучевой косточке запястья, вместе с разгибателями кисти и пальцев разгибает кистевой сустав. В результате такой работы мышц передняя конечность переносится вперед, выпрямляется и устанавливается на землю.

С момента приземления и до вторичного отрыва передней конечности продолжается фаза опоры, на протяжении которой на конечность приходится часть или вся тяжесть тела. В начале и в конце фазы опоры нагрузка на конечность составляет небольшой процент веса тела, а к середине, в момент одноногой опоры, вся тяжесть тела ложится на эту конечность (см. подробнее стр. 170).

Кроме рассмотренной выше работы конечностей, необходимо исследовать и действие своеобразно устроенных кисти и стопы слонов. Кисть и стопа у слонов под нагрузкой сжимаются в вертикальном направлении и расширяются по диаметру подошвы. В это время подвергается сильному сжатию подошвенная мозоль. Подошвенная мозоль слонов представляет собой погруженную под скелет кисти и стопы жировую подушку. Строма этой подушки закрепляется сильно развитыми фиброзными волокнами как на подкожной клетчатке подошвы, так и на крайних лучах кисти и стопы (рис. 141). От этих основных фиброзных тяжей в разных направлениях проникают в подушку эластические тяжи, в сложной сети которых заключаются скопления жировых клеток. Эти мозоли обеспечивают плавное опускание дистального конца голени и предплечья под влиянием тяжести тела. Одновременно с увеличением нагрузки и опусканием голени и предплечья конечность становится все более вертикальной, поэтому, чтобы компенсировать приподымание ее проксимального конца, несколько сгибаются плечевой и локтевой суставы (рис. 116).

С самого начала фазы опоры передней конечности действие мышц придает ускорение туловищу. Эта функция ложится на группы грудных мышц, широчайшую мышцу спины и спинную часть трапециевидной мышцы. Как уже говорилось выше, только m. endopectoralis группы грудных мышц на всем протяжении фазы опоры обеспечивает продвижение туловища вперед (опрокидывающий момент). Наиболее же выгодно для этой функции расположение m. latissimus dorsi, особенно ее реберных пучков. Поэтому неудивительно, что у слонов широчайшая мышца спины составляет 10.1% веса мышц передних конечностей при 5.0—9.4% у копытных (табл. 15 и 10). У копытных бóльшая нагрузка по протягиванию туловища между конечностями ложится на m. endopectoralis, который у них нередко относительно больше развит, чем у слонов. Связано это, кроме всего прочего, еще и с тем, что прыжковые аллюры, характерные для копытных, приводят к повышенным нагрузкам на вентральную зубчатую и грудные мышцы, удерживающие туловище между конечностями. У жирафы и у хоботных лопатки фиксируются на туловище, в связи с чем эти мышцы у них слабее развиты. Так, m. serratus ventralis у слонов составляет 8.0—8.4% веса мышц конечностей, у жирафы он равен 7.5%, а у остальных копытных — от 11.3 до 16.0% (табл. 10 и 15).

Мышцы переднего пояса могут протягивать туловище между конечностями только при одновременном движении всей конечности вперед по

Таблица 15

Относительный вес отдельных мышц у слонов (в % к сумме весов мышц передней конечности)

Мышцы	*Elephas indicus*	*Loxodonta africana*	Мышцы	*Elephas indicus*	*Loxodonta africana*
m. acromiotrapezius	1.9	1.7	m. coracobrachialis	0.5	0.5
m. spinotrapezius	2.0	2.1	m. anconeus longus	13.1	12.0
m. rhomboideus	1.0	1.0	m. anconeus lateralis	2.0	4.3
m. rhomboideus capitis	3.2	3.0	m. anconeus medialis	2.2	3.4
m. latissimus dorsi	10.1	10.1	m. dorsoepitrochlearis	0.9	0.9
m. sterno-mastoideus	2.0	2.0	m. epitrochleoanconeus	0.6	0.8
m. cleido-mastoideus	2.7	2.7	m. biceps brachii	2.0	1.8
m. ectopectoralis	2.9	2.9	m. brachialis	2.4	2.6
m. endopectoralis	8.0	8.0	m. brachioradialis	1.2	0.8
m. sternoscapularis	1.7	1.8	m. ext. carpi radialis	1.9	1.5
m. serratus ventralis	8.0	8.4	m. ext. digitorum communis	1.7	1.3
m. omotransversarius superior	0.9	0.9	m. ext. digitorum lateralis	0.6	0.5
m. omotransversarius inferior	2.2	2.2	m. ext. pollicis longus	0.2	0.2
m. deltoideus	4.3	3.8	m. abductor pollicis longus	1.0	0.8
m. clavodeltoideus	2.1	2.1	m. ext. carpi ulnaris	1.2	1.3
m. supraspinatus	3.4	3.5	m. fl. carpi ulnaris	1.0	1.2
m. infraspinatus	4.5	4.0	m. fl. carpi radialis	0.5	0.7
m. subscapularis	2.7	2.5	m. palmaris longus	0.5	0.4
m. teres major	1.3	1.1	m. fl. digitorum sublimis	0.3	0.4
m. teres minor	0.8	0.6	m. fl. digitorum profundus	1.5	1.4

отношению к ее дистальному участку. При этом на разгибатели плечевого и локтевого суставов приходится постоянная нагрузка. Фиксация лопатки позволяет поддерживать напряжение m. anconeus longus на всем

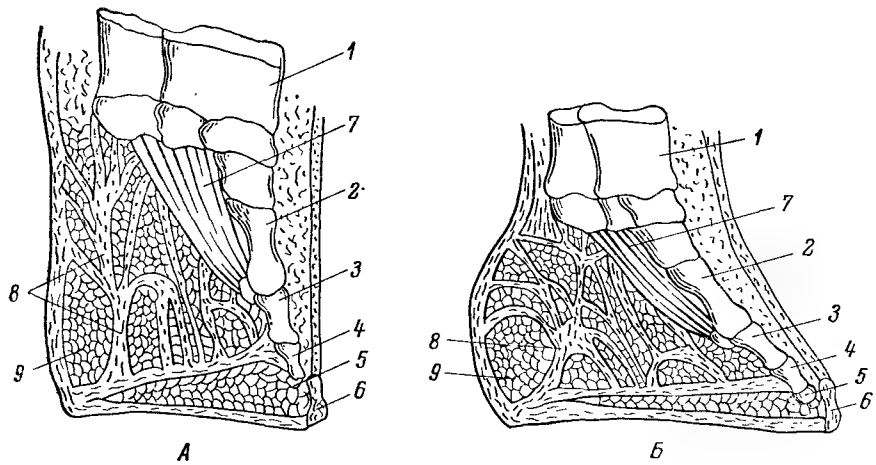


Рис. 141. Схема работы кистевой мозоли у слонов в фазе переноса (*А*) и в фазе опоры (*Б*).

1 — кости предплечья; *2* — пястная кость; *3—5* — фаланги III пальца: *3* — первая, *4* — вторая, *5* — третья; *6* — копыто III пальца; *7* — m. interossei; *8* — сухожильные прослойки и тяжи мозоли; *9* — жировая ткань мозоли.

протяжении фазы опоры без усиления самой функции разгибания плечевого сустава. Усиление этой функции имеет второстепенное значение для некоторого выдвижения лопатки вперед. Поэтому естественно ожидать

относительно меньшего развития собственно разгибателей плечевого сустава у хоботных и жираф из копытных по сравнению с другими копытными. И, действительно, относительный вес m. supraspinatus слона равен 3.4—3.5% веса мышц передних конечностей при 4.5% у жирафы и 4.5—8.9% у других копытных. Вес же m. infraspinatus у слонов составляет 4.0—4.5% веса мышц конечностей при 4.6% у жирафы и более высоких показателях у других копытных (табл. 10 и 15). Большая роль разгибания локтевого сустава в фазе передней опоры у копытных и слонов приводит к усиленному развитию разгибателей этого сустава. Однако необходимость максимально прямолинейного движения туловища для тяжелых слонов влечет за собой особое развитие этих мышц у них. Так, сумма относительных весов разгибателей локтевого сустава у слонов равна 20.8 и 21.4% при 12.7—17.9% у копытных. Только у жираф этот показатель оказывается даже выше, чем у слонов, — 22.3%. Последнее может быть объяснено только большим плечом рычага приложения силы у жираф, у которых дистальные части конечностей особенно удлинены.

ПУТИ И ПРИЧИНЫ ПЕРЕСТРОЙКИ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ У ХОБОТНЫХ

Предки хоботных обитали в прибрежных зарослях с топкими грунтами, в результате чего у них сохранилось пятилучевое строение кисти и стопы, унаследованное слонами. Для истории развития группы собственно слонов характерно было приспособление к питанию листьями и ветвями деревьев. В связи с этим у них развились длинные конечности. Кроме того, для слонов характерна вторичная потеря способности передвигаться асимметричными аллюрами, что, по-видимому, объясняется двумя факторами: увеличением веса тела и удлинением конечностей. При огромной массе тела слонам невыгодно пользоваться прыжковыми аллюрами, в которых имеется стадия свободного полета. Однако без стадий полета достаточная скорость передвижения может возникать только у длинноногих форм, у которых скорость обеспечивается величиной шага. Так, например, для носорогов характерны галоп и скорая рысь, имеющие стадию свободного полета, несмотря на то что вес их мало уступает слонам.

Из-да длинноногости для слонов стали характерны некоторые симметричные аллюры, мало используемые другими млекопитающими. При замедленном движении ритм аллюра изменялся в сторону иноходей; слоны пользуются медленным иноходеобразным шагом, во время которого непосредственно за отрывом задней конечности отрывается и передняя той же стороны, что позволяет увеличить шаг. С ускорением движения ритм аллюра меняется в обратном направлении и слоны переходят на быстрый шаг, при котором достигаются максимальные скорости с отсутствием стадии полета.

Увеличению высоты слонов способствовало не только удлинение конечностей, но и их столбообразная постановка с выпрямленными суставами. Удлинение конечностей наблюдается и у других млекопитающих, но обычно кисть и стопа удлиняются при неизменной длине бедра и плеча. Для слонов же характерно как раз увеличение размеров плеча и бедра и сокращение длины кисти и стопы. Такой тип удлинения обеспечивал слонам наибольшую сопротивляемость на изгибание конечностей. Объясняется это тем, что моменты сил, действующие на голеностопный, колешный, кистевой и локтевой суставы, сокращаются пропорционально укорочению дистальных сегментов конечностей.

Своеобразное соотношение сегментов, длинноногость, столбообразная постановка конечностей, сохранение внутреннего пятилучевого строения

кисти и стопы, огромный вес тела обусловили специфические особенности механики движения этих животных. При этом наиболее характерными являются следующие: 1) практически равномерное прямолинейное перемещение центра тяжести в горизонтальной плоскости; обеспечивается это минимальными вертикальными перемещениями тазобедренного сустава и верхушки лопатки, неподвижно фиксированной на грудной клетке; 2) почти выпрямленное положение конечностей в плечевом, локтевом и коленном суставах в фазе опоры, что позволяет при минимальных затратах энергии удерживать конечности от сгибания и сохранять их столбообразную постановку; 3) своеобразная работа кисти и стопы на сильное сжимание с расширением при опоре и выпрямлением при свободном переносе; 4) плавность всех движений слонов; 5) равномерное распределение нагрузки при быстрых формах движения на все четыре конечности; 6) весьма совершенное обеспечение жесткости позвоночного столба.

Жесткость позвоночного столба в цикле движения и равномерное распределение нагрузок на все четыре конечности позволяют считать, что слоны приспосабливаются к дорзостабильному дилокомоторному способу бега. Форму же бега слонов можно назвать тяжелой, определяемой всеми вышеперечисленными особенностями механики движения.

Хотя способ бега слонов и копытных определяется схожим механизмом активной толчковой роли задних и передних конечностей при жестком позвоночнике, возникает он в этих группах млекопитающих независимо. Хорошим доказательством независимости возникновения такого способа бега у копытных и хоботных может служить своеобразие путей развития жесткости позвоночника у тех и других. У слонов в наиболее подверженной изгибающим влияниям позвоночной области не образуются специальные замки суставных отростков и мощно развитые поперечнореберные отростки, столь характерные для копытных. Жесткость же обеспечивается сокращением количества поясничных позвонков, сближением последних ребер и сильно расширенного гребня крыла подвздошной кости, а также соединением ребер с тазом малорастяжимым фиброзным пластом.

Громадный вес слонов со специализацией к движению быстрым шагом, когда каждая конечность в середине фазы опоры становится единственно опирающейся, делает нагрузку на них очень значительной. В связи с этим у слонов наблюдается мощное развитие основных рабочих групп мышц конечностей. Для задних конечностей характерно мощное развитие разгибателей тазобедренного и коленного суставов. Так, разгибатели тазобедренного сустава у слонов по относительному весу оказываются почти столь же развитыми, как таковые у самых специализированных в беге копытных. В фазе опоры у слонов угол коленного сустава изменяется очень незначительно и поэтому, кроме возрастания мощности за счет увеличения массы мышц, происходит глубокая структурная перестройка собственно разгибателей коленного сустава. Латеральная головка четырехглавой мышцы бедра у слонов становится пятиперистой, увеличивая и за счет этого ее мощность.

Отсутствие стадии полета в цикле быстрого шага уменьшает нагрузку на удержание тела между конечностями. Этому способствует также крепкая фиксация лопатки за счет развития мощных фиброзных тяжей, закрепленных между бугром позвоночного края лопатки и II, III, IV ребрами и грудным позвонком. В результате вентральная зубчатая мышца и группа грудных мышц у слонов по сравнению с копытными заметно ослаблены. Перемещение туловища вперед между конечностями обслуживается мышцами плечевого пояса, расположенными каудальнее конечностей. Из них наиболее выгодно положение широчайшей мышцы спины и группы грудных мышц. Так как грудные мышцы у слонов не удерживают туловище между конечностями, то они развиты не больше, чем у копытных. Что ка-

сается широчайшей мышцы спины, то ее мощность у слонов значительно превалирует над таковой копытных. Кроме мощного развития мышц плечевого пояса, обеспечивающих опрокидывающий момент туловища по отношению к конечностям, у слонов значительно развит ряд мышц свободных конечностей, из которых наибольшего развития достигают разгибатели локтевого сустава. На эти мышцы приходится и основная нагрузка при удержании конечностей выпрямленными в фазе опоры.

Своеобразная работа кисти и стопы слонов обеспечивается сильно разросшейся подошвенной мозолью, представляющей собой сложную сеть эластических и фиброзных тяжей, в ячеях которой располагаются скопления жировых клеток. В результате при давлении кисть и стопа сильно расширяются, межлучевое пространство увеличивается и все это приводит к возрастанию площади опоры конечности. С уменьшением давления кисть и стопа под действием той же мозоли автоматически сжимаются и поперечник их уменьшается. В результате слоны меньше проваливаются на топких грунтах и легко вытягивают клинообразно суженную конечность из вязких грунтов болот.

Плавность движения слонов, по-видимому, обусловливается своеобразной структурой поверхностной фасции, которая почти на всем протяжении представляет собой слой эластических волокон. Особо дифференцирована эта фасция с латеральной стороны передней конечности и медиальной стороны задней. В передней конечности от акромиального отростка лопатки к дистальной части лучевой кости тянется мощный эластичный тяж (акромио-радиальная связка). В этот тяж вливаются пучки от каудального угла лопатки и надмыщелков плеча. От этой же связки ответвляются глубокий и поверхностный слои фасции кисти. В задней конечности наиболее мощный листок прикрепляется к симфизу и крылу подвздошной кости и простирается до голени и стопы. В фазе опоры эти листки фасций сильно растягиваются, а в фазе свободного переноса автоматически подтягивают конечности вверх, обеспечивая тем самым плавность движения конечностей.

Изучение особенностей механики движения и строения скелета и мышц двух видов слонов (единственно сохранившихся из некогда богатой формами группы хоботных) показало, что приспособление к скоростному движению у слонов шло очень своеобразным путем. Жесткость позвоночного столба и уникальная амортизационная роль конечностей развивается у них совершенно иным путем, чем у копытных. Достаточно сказать, что как бы кажущееся примитивным пятилучевое строение кисти и стопы у слонов на самом деле обеспечивает очень совершенный аппарат амортизации во время бега. Расширение и сужение кисти, кроме того, обеспечивает лучшую их проходимость по топким грунтам.

Глава шестая

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К БЕГУ У ХИЩНИКОВ

МЕХАНИКА БЕГА

Способы добывания пищи могут считаться основными факторами, определяющими механику движения хищных млекопитающих. Длительный угон, стремительное преследование жертвы на коротком расстоянии, преследование в норах, ловля живой рыбы, специализация в охоте за мелкими или крупными животными, групповая или одиночная охота, питание падалью, преимущественно растительноядный тип питания — все это создает особые условия, которым подчинена механика движения хищных млекопитающих, а вместе с тем и их морфология.

Плотоядность была характерной особенностью креодонтов — группы, от которой берут начало в конечном счете корни современных хищников. Не вызывает сомнения тот факт, что у истоков современных хищников должна была наблюдаться дивергенция в способах охоты, которая и обусловливала обособление отдельных групп. Дальнейшая дивергенция уже в пределах этих групп, хотя и приводила к возникновению конвергентно схожих способов охоты, но исходное направление специализации оказывало все же специфическое влияние и на повадки, и на строение животных. Поэтому, разбирая направления специализации в отдельных семействах хищников, я постараюсь восстановить исходный образ жизни и способ охоты, характерный для этой группы, и показать его влияние на разнообразие привычек и охотничьих приемов современных хищников.

Можно считать весьма вероятным, что предки современных кошек приспосабливались к скрадыванию добычи, которой они завладевали в результате одного или нескольких конечных больших прыжков. Схватывали добычу они обычно когтями, которые выпускались только в момент ловли жертвы. Предположение это основывается на том, что такой именно тип охоты очень совершенно развит у современных кошек, а у всех известных вымерших представителей семейства имелись втяжные когти (Громова, 1962). Если же у них наблюдаются какие-либо отклонения в охотничьих повадках, то они легко выводятся из описанных приемов охоты. Обычный скоростной аллюр кошек — полупарный галоп, когда одновременным толчком обеих задних конечностей обеспечивается стадия растянутого полета. Большие прыжки, приводящие к схватыванию добычи после скрадывания, легче осуществлять толчком обеих задних конечностей одновременно, поэтому полупарный галоп, характерный для кошек, может служить еще одним аргументом в пользу их первичного способа охоты.[1]

[1] Характерный для кошек полупарный галоп закрепился настолько, что автоматические нервные пути управления движением обеспечивают его безусловное выполнение. Так, в опытах с мезенцефалическим препаратом (кошка, у которой удален передний и промежуточный мозг) установлено, что раздражение определенной области среднего мозга вызывает локомоцию. При повышении интенсивности раздражения локомоция кошки в обязательном порядке переходит на полупарный галоп, характерный скоростной аллюр этого семейства млекопитающих (Шик, Северин и Орловский, 1966).

Специализация в описанном способе охоты привела к возникновению монолитной группы, в которой основной прием охоты все более совершенствовался. Однако это еще не значит, что специализированные современные представители семейства кошек не могут разнообразить приемов охоты. Скрадывание нередко заменяется терпеливым ожиданием в засаде. Одиночная охота, характерная для скрадывания, нередко заменяется групповой (известные прайды львов).

Несколько необычны для кошек приемы охоты гепардов, у которых конечные прыжки превращаются в стремительный бег на короткие расстояния. Гепард схватывает жертву около передних или задних лап, или же опрокидывает ее ударом лапы. Спурт гепарда, заменивший конечные прыжки других кошек, вызван тем, что они обитают в саванах и пустынях, где жертва легко обнаруживает подкрадывающегося хищника. У гепардов во время спурта нарушается и обычный для кошек полупарный галоп. Однако при замедлении бега гепарды начинают передвигаться полупарным галопом (Hildebrand, 1959), т. е. возвращаются к характерному для всех кошек скоростному аллюру, что свидетельствует о первичности его и для предков гепарда. В целом ясно видно, что способ охоты гепарда гомологичен свойственному остальным кошкам и возникает из способов охоты других кошек (Randall, 1970).

Собаки в противоположность кошкам приспосабливались к поискам затаившейся добычи, распутыванию ее следов и вынюхиванию местонахождения жертвы. Вероятность такого исходного типа охоты у собак доказывается наблюдениями за повадками современных представителей этой группы, для которых выискивание добычи по запаху является основным. Собакам свойствен легкий латеральный галоп, переходящий при уменьшении скорости движения в тяжелый латеральный галоп. Эти формы галопа, значительно более экономичные, чем полупарный галоп кошек, свойственны всем собакам, и даже при прыжках через препятствия они обычно отталкиваются попеременно двумя задними конечностями. Из этого можно заключить, что длительное преследование добычи есть первичный для них прием охоты. Преследование крупной быстроногой жертвы требовало развития большой выносливости и скорости бега, нехватка которых часто компенсировалась организацией групповой охоты. Яркие примеры такой охоты можно видеть, наблюдая за охотящимися гиеновыми собаками(*Lycaon pictus*) или волками. Подняв крупную антилопу, гиеновые собаки гонятся за ней стаей. Несколько особей из стаи преследуют антилопу с максимальной скоростью, а остальные по возможности сокращают путь преследования, ориентируясь по лаю о поворотах пути жертвы. Когда передовые собаки устают, их сменяют мало утомившиеся, ранее медленно бежавшие особи. После нескольких таких смен даже очень выносливое копытное становится жертвой хищников. Волки прекрасно пользуются приемами загонной и облавной охоты. В первом случае часть хищников затаивается, а другая часть, обойдя жертву, стремится ее нагнать на затаившихся зверей. Во втором случае погоня совершается линией мешкообразной формы, где крайние звери оказываются впереди средних, бегущих непосредственно за жертвой. При этом всякое отклонение от бега по прямой приводит к сближению жертвы с крайними хищниками. Способ схватывания добычи — еще одна характерная особенность охоты собак. Все собаки добычу хватают зубами, а не когтями. Приемы охоты собак требуют в большей мере выносливости, чем скорости бега. Хорошо развитое обоняние позволяет собакам чаще, чем кошкам, употреблять не только результаты своей охоты, но и другие корма (падаль).

Указанные различия в приемах охоты кошек и собак на крупную дичь несколько сглаживаются при ловле мелких грызунов. У кошек повадки фактически не меняются. Как и при охоте на крупных животных, они подкара-

уливают мышь или подкрадываются к ней, чтобы одним или несколькими прыжками нагнать и задушить когтями. Мышкующая же лисица (*Vulpes vulpes*) ориентируется уже слухом и в меньшей степени зрением, а не обонянием, придавливает жертву лапой, а не хватает зубами и т. д. Однако в поисках жилой норы грызуна она типично для своего семейства пользуется обонянием. Если грызун спрятался под землю неглубоко, то лисица его выкапывает, что совершенно невозможно для кошек с их специализированными втяжными когтями.

Сравнивая глубину специализации в беге у отдельных видов кошек и собак, можно отметить, что все кошки фактически малоспециализированы в быстром беге. Только у гепардов наблюдается специализация в стремительном беге на короткие расстояния. Среди собак наряду с малоспециализированными бегунами, приспособленными к поискам мелких объектов среди зарослей прибрежных биотопов (*Canis aureus*, *Nyctereutes procinoides*), имеются высокоспециализированные выносливые бегуны, способные развивать скорости бега 60 км/час и более (*Lycaon pictus*). Человеком выведены породы борзых собак, по скорости бега мало уступающих гепарду. Интересно отметить, что эти породы преследуют добычу наподобие гепардов, ориентируясь в основном зрением, а не обонянием.

Таким образом, хотя повадки при охоте у кошек и собак по происхождению различны и эти различия по мере специализации усугубляются, однако нередко можно видеть и овладение приемами охоты, свойственными в большей степени другой группе. Так, собаки часто непрочь скрадывать добычу или выжидать ее в засаде. С другой стороны, львы организуют групповую охоту, а рысь и камышовый кот могут преследовать добычу по следам наподобие гончих собак. Эти частные отклонения тем не менее не нарушают характера групповых различий в их повадках.

Наиболее древние из известных куньих, найденные в отложениях нижнего олигоцена, по строению скелета (Громова, 1962) очень напоминают современных колонков (*Mustela sibiricus*). По всей видимости, как и современные представители рода *Mustela*, эти зверьки преследовали грызунов, проникая вслед за ними в норы. Мне кажется вероятным, что все разнообразие приемов охоты современных куньих может быть выведено из приспособления к преследованию жертвы в норах. Доказательством этого служат как морфология отстатков древнейших куньих, так и тип движения современных. Подробнее о последнем речь будет ниже. Узкие ходы нор грызунов, резкие изгибы по ходу норовых галерей должны были привести или к сильному уменьшению размеров хищников, или к сокращению у них длины конечностей и увеличению подвижности туловища. Последнее направление изменений вероятнее, так как в связи с необходимостью умерщвления жертвы размеры хищников не могли сильно уменьшаться, и даже наоборот, следует предполагать, что хищнику было выгоднее быть крупнее, а следовательно, и сильнее жертвы. Увеличение размеров хищников создавало дополнительные затруднения во время передвижения их по ходам нор. Поэтому, встречая сужения в галереях, хищник их расширял, что требовало выработки у него приспособлений к рытью. Во время рытья часто попадались утолщения корней растений и личинки насекомых, которые все больше и больше могли попутно употребляться в пищу. Вот почему не удивительно, что потомки хищников, приспособленных к преследованию добычи в норах, могли постепенно перейти к питанию подземными частями растений и личинками насекомых и больше специализироваться в рытье — *Meles meles*, *Mellivora indica* (Гамбарян, 1960). Добыча грызунов — обитателей нор в прибрежных участках — приводила к продолжению преследования и в воде (*Mustela lutreola*). Выработанные в связи с этим приспособления к плаванью приводили к возможности ловли и

живой рыбы, а специализация в питании ею отразилась на дальнейшем приспособлении к плаванью (*Lutra lutra*, *Enhydra lutris*).[2]

Переход в лесные местообитания, где у грызунов отсутствуют сложные норы, приводил к выработке новых приемов охоты — преследование жертвы на земле и на деревьях (представители рода *Martes*).

Борьба внутри ходов нор требовала превосходства хищника над жертвой в силе и ловкости. Поэтому размеры хищников обычно превышают размеры жертвы. С другой стороны, увеличение размеров мешало проникновению в норы, но облегчало ловлю довольно крупной добычи на поверхности земли. Приспособление к охоте за крупными наземными животными вело к дальнейшему увеличению размеров тела и потере способности ловить грызунов в норах (*Mellivora indica*, *Gulo gulo*). В этом случае приемы охоты становятся схожими с таковыми собак и кошек. Как уже говорилось, преследование жертвы в норах требовало увеличения подвижности позвоночного столба и сокращения длины конечностей. Повышенная подвижность позвоночника приводит к увеличению размеров полного шага не только за счет сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей, но и за счет вертикальных изгибов позвоночника. Сохранение этого движения и у крупных наземных форм (*Gulo gulo*, *Mellivora indica*), у плавающих (*Lutra lutra*, *Enhydra lutris*) и у лазающих (представители рода *Martes*) еще раз свидетельствует о первичности норового способа добывания пищи для куньих.

Строение зубной системы медведей говорит о давно возникшей растительноядности этих зверей.[3] Приспособление к питанию преимущественно растительными кормами при одновременном увеличении размеров тела приводило у предков медведей к уменьшению остроты конкуренции с другими хищниками, с одной стороны, и послужило надежной защитой от врагов — с другой. Вследствие последнего обстоятельства отпала необходимость в приспособлениях к быстрому или выносливому бегу. Все же и в этой группе можно выявить бо́льшую или меньшую специализацию в беге. Так, например, малайский медведь, почти исключительно питающийся листьями, несомненно менее бурого медведя приспособлен к быстрому бегу.

Галоп, как и у копытных, — характерный скоростной аллюр хищников. Первопричина освоения этого аллюра хищниками трудно восстановима. С той же степенью вероятности, как и для копытных, можно предположить, что первичные хищники были обитателями лесных зарослей. При этом необходимость во время бега постоянно преодолевать препятствия должна была привести к выработке способности тормозить перемещение задних конечностей вперед в стадии растянутого полета, что и обусловливало появление галопа как основного аллюра.

Для всех хищников при галопе характерна вертикальная подвижность позвоночного столба, разгибающегося перед стадией растянутого полета и сгибающегося перед стадией перекрещенного полета. Эти движения позвоночного столба способствуют возрастанию длины полного шага, а тем самым и увеличению скорости бега. У большинства же куньих скорость бега в основном зависит от сгибательно-разгибательных движений позвоночного столба.

Задние конечности располагаются наиболее выгодно для пропульсивного толчка, поэтому естественно, что их толчок обычно имеет основное значение для увеличения полного шага. Однако приспособление к лазанью

---

[2] С переходом калана в море, вероятно, связана замена пищевого рыбного рациона другими объектами (морские ежи, моллюски и т. д.).

[3] Исключительная плотоядность белых медведей выработалась несомненно вторично, о чем свидетельствует строение их зубной системы, по типу мало отличимой от зубов бурых — почти полностью растительноядных — медведей.

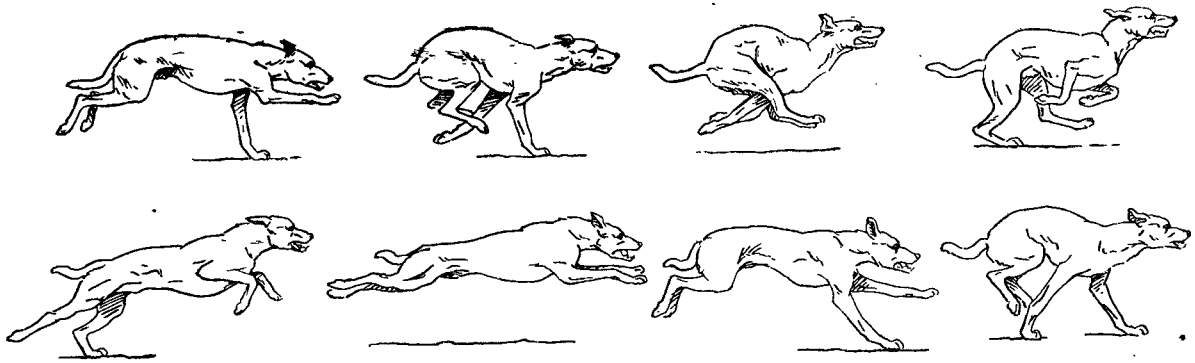


Рис. 142. Легкий галоп собаки. (По: Muybridge, 1887).

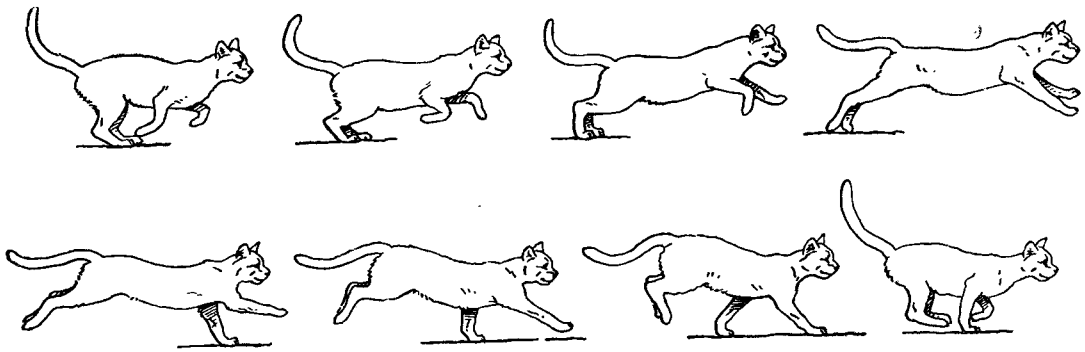


Рис. 143. Галоп кошки. (По: Muybridge, 1887).

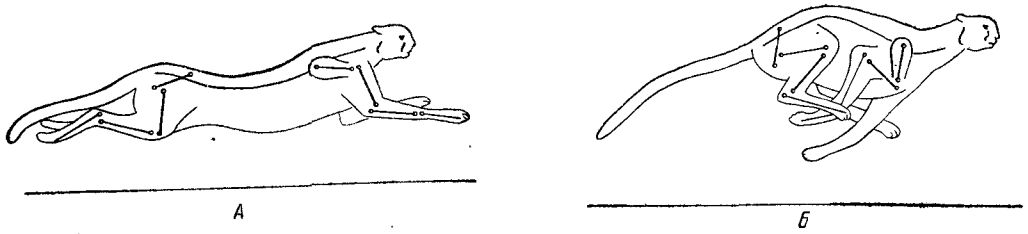


Рис. 144. Движение скелета конечностей и позвоночника гепарда. (По: Hildebrand, 1960).

А — растянутый полет; *Б* — перекрещенный полет.

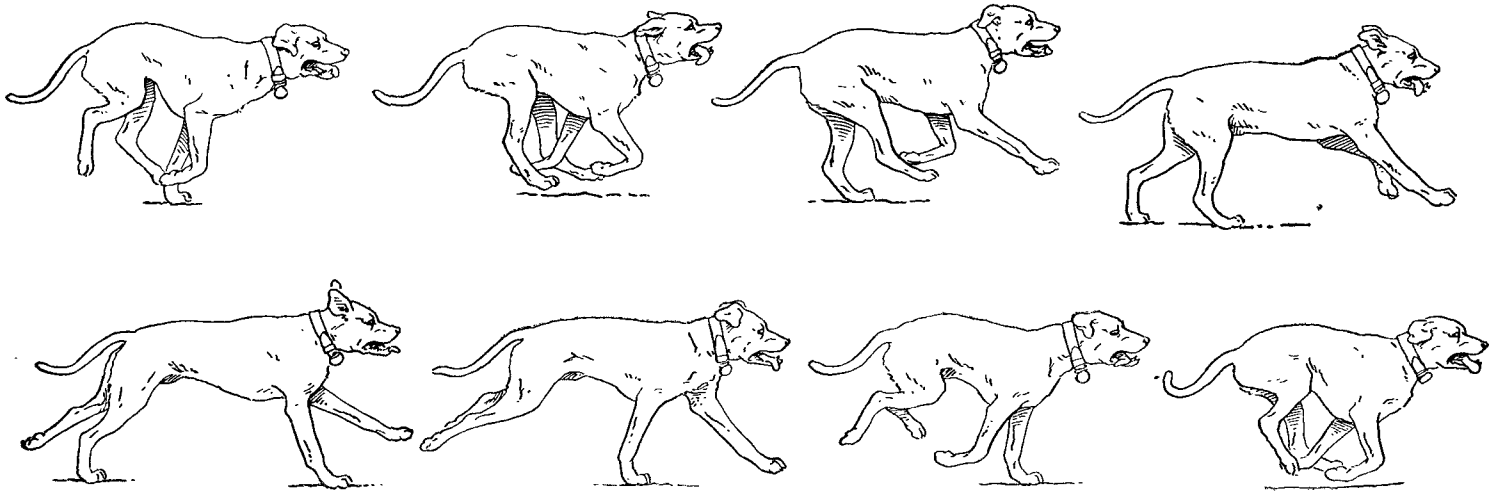
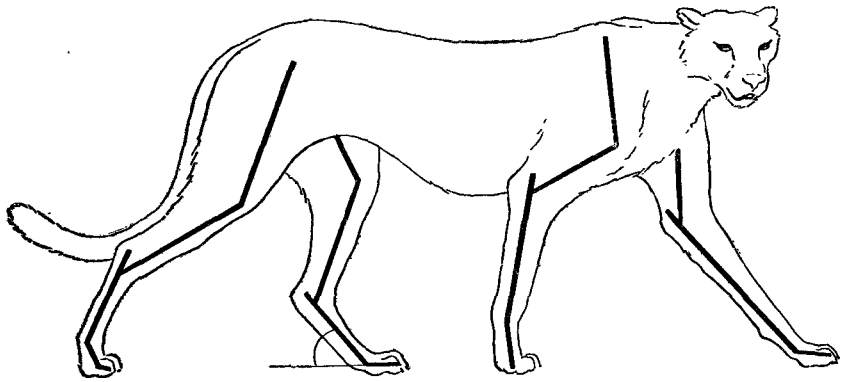
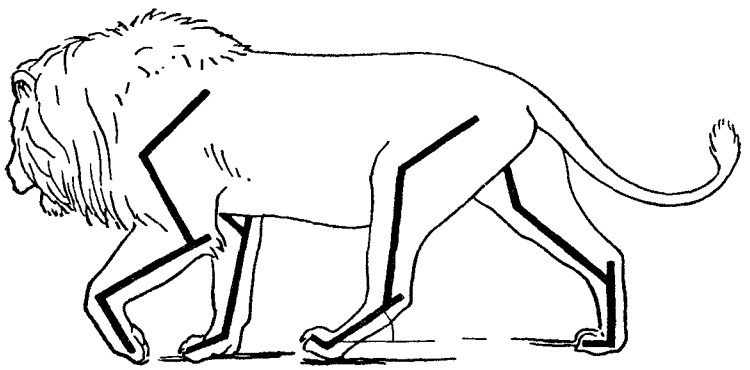


Рис. 145. Тяжелый галоп собаки. (По: Muybridge, 1887).

или к другим большим нагрузкам на передние конечности, вызванное способами добывания пищи (медведи), приводит к усилению передних конечностей, которые могут и при беге оказывать большее, чем задние конечности, влияние на увеличение полного шага. Аналогично у куньих величина полного шага в большей степени зависит от движений в позвоночнике, чем от толчков конечностей. Тем не менее специализация в беге всегда приводит к увеличению роли толчка задними конечностями. Поэтому



А



Б

Рис. 146. Положение скелета конечностей во время шага.

А — гепарда (по фото из: Das Tier, 1966, 4: 15); *Б* — льва (по фото Шака из: Бентли, 1961).

сравнение более или менее приспособленных к бегу представителей куньих и медведей показывает, что по мере специализации в беге мощь толчка задними конечностями становится для них все более важной.

В связи с вышеизложенным способ бега всех хищников можно называть дорзомобильным дилокомоторным, учитывая, что толчок задних конечностей и при специализации в беге куньих (росомаха) и для медведей (бурый медведь) становится все более ведущим.

Как указывалось (стр. 183—185), специализация в беге у кошек и собак шла двумя путями. С одной стороны, развивался стремительный бег на короткие расстояния, т. е. стремительная форма бега, а с другой — длительный бег на большие расстояния, т. е. выносливая форма бега.

Анализ аллюров гепарда, наиболее специализированной в стремительном беге кошки, показал, что при скорости 80—99 км/час (Hildebrand, 1961, fig. 1) задний шаг составляет 9%, передний — 16%, перекрещенный

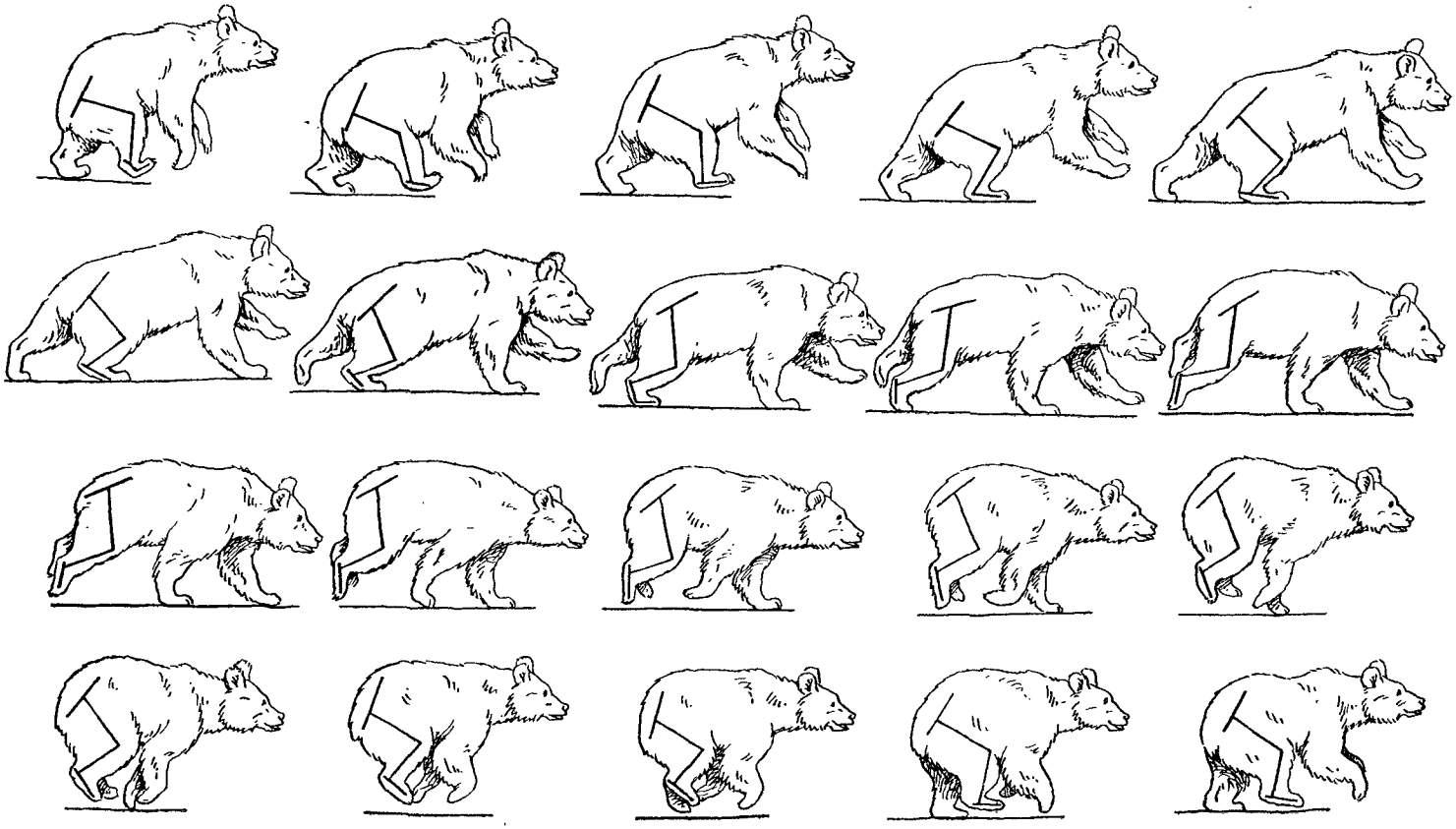


Рис. 147. Движение скелета задних конечностей бурого медведя (*Ursus arctos*) во время галопа.

полет — 24% и растянутый полет — 51% расстояния всего цикла бега. Приблизительно аналогичное распределение стадий в цикле характерно и для самого стремительного — легкого галопа собаки (рис. 142), у которой задний шаг составляет 10%, передний шаг — 17%, перекрещенный полет — 18%, а растянутый полет — 55% всего цикла. Галоп домашней кошки заметно отличается от вышеприведенных. У нее растянутый полет составляет 80%, а передний шаг — 20% цикла. Задний шаг и перекрещенный полет фактически отсутствуют (рис. 143).

К сожалению, анализ движений, проведенный Хильдебрандом, не содержит данных, позволяющих судить о величинах прыжков.

При галопе у кошек наблюдается в отличие от копытных большой размах сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей и позвоночного столба, что в свое время отмечал и Хильдебранд (Hildebrand, 1959, 1961, 1962) для гепарда. Сравнение же движения в этих суставах

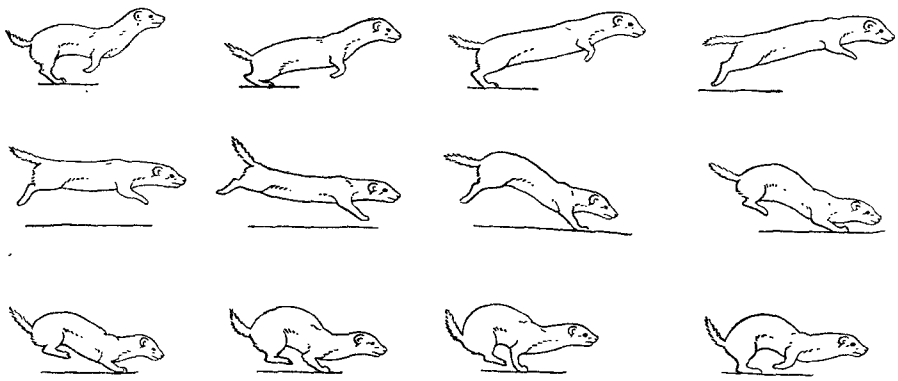


Рис. 148. Галоп ласки (*Mustela nivalis*).

отдельных представителей группы кошек и собак не позволило выявить существенных различий между ними. Как видно, у кошек (рис. 143) и у собак (рис. 142) размах движения в отдельных суставах может быть бо́льшим, чем у гепарда (рис 144), а в других — меньшим. Однако возможно, что эти особенности зависят не от специфики движения, а от напряжения животного при беге. Наглядно это можно увидеть в воспроизведенных по Майбриджу отдельных циклах бега собак двух пород (рис. 142, 145). Поэтому, пока не произведены специальные исследования различий в размахах движения в суставах конечностей и позвоночного столба у гепарда при разных скоростях бега и у других кошек и собак, бегущих с разным напряжением, можно только рассуждать о глубине специализации, а не о конкретной разнице в механике их движения.

Единственная, по-видимому, реальная разница в движении гепарда по сравнению с остальными кошками состоит в движении голеностопного сустава. Вероятно, у всех кошек при медленном и быстром беге стопа приземляется под очень острым углом (см. движение льва, тигра, леопарда, домашней кошки (Muybridge, 1887, pl. 124—138)), у гепарда же она даже при шаге устанавливается под бо́льшим углом к горизонтальной плоскости (рис. 146). Таким образом, постановка стопы при беге у гепарда аналогична таковой большинства собачьих, а не кошек.

Совсем иное соотношение стадий в цикле галопа наблюдается у медведя (рис. 147), у которого даже при самом быстром беге фактически отсутствует стадия растянутого и сильно выражена стадия перекрещенного полета, что может быть обусловлено усилием толчка передних конечностей. При га-

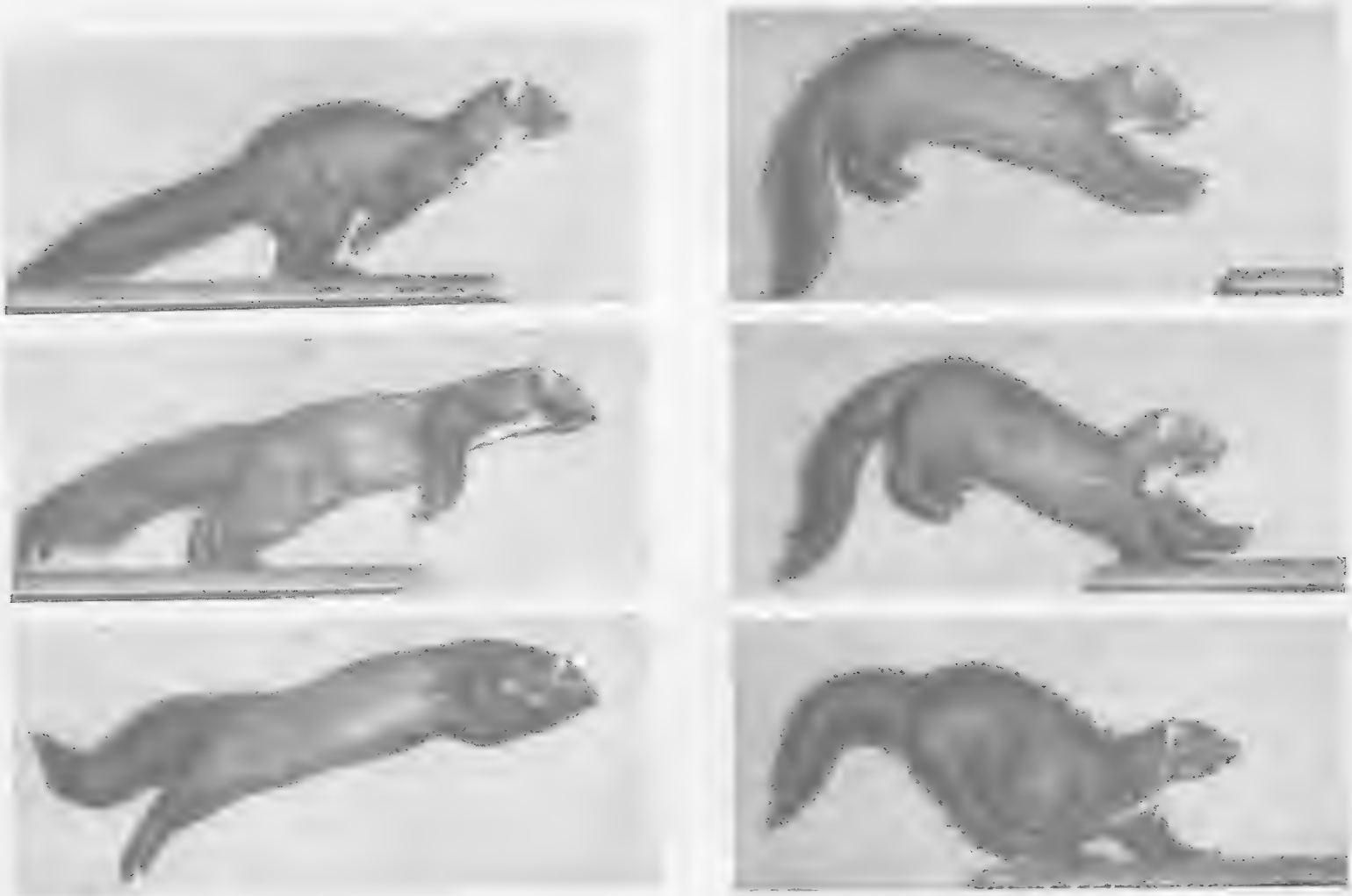


Рис. 149. Отдельные стадии галопа куницы (*Martes foina*). Фото Р. Г. Рухкяпа.

А, *Б* — фаза задней опоры: *А* — начало, *Б* — конец; *В*, *Г*—стадия свободного полета: *В*—начало, *Г*—конец; *Д*, *Е*—фаза передней опоры: *Д*—начало, *Е*—конец.

лопе куньих, как говорилось выше, особое значение приобретает сгибательно-разгибательное движение спины (рис. 148, 149).

Таким образом, коренное различие в механике движения при беге хищников, с одной стороны, и копытных — с другой, покоится на работе позвоночного столба. У копытных и хоботных на всем протяжении цикла позвоночный столб остается жестким. У хищников вертикальная подвижность позвоночного столба способствует увеличению длины шага, а следовательно и скорости бега.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА

Активная вертикальная подвижность позвоночного столба, увеличивающая полный шаг, свойственна всем хищникам. Вертикальная и горизонтальная подвижность спины хищников накладывает специфические особенности на строение их позвоночника. Как и у копытных, эти особенности наиболее полно проявляются в поясничном отделе позвоночного столба. Если у копытных для сохранения жесткости позвоночного столба сильно разрастаются остистые отростки, верхушки которых расширяются в передне-заднем направлении, и к ним прикрепляется мощно развитая надостистая связка, то у хищников верхушка остистых отростков сужа-

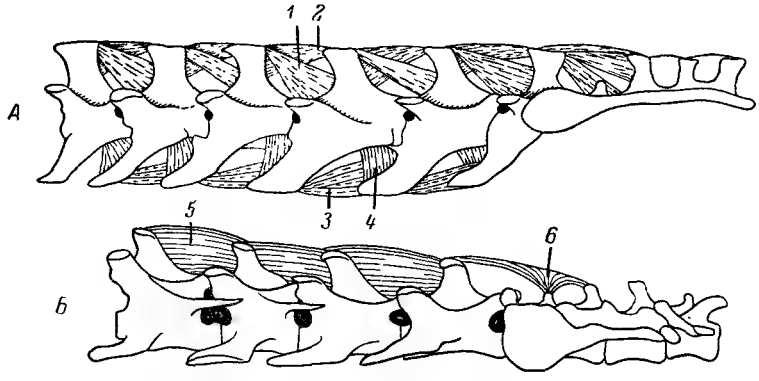


Рис. 150. Строение позвоночного столба хищников.

А — *Felis pardus*; *Б* — *Martes foina*; *1*, *2* — межостистые связки; *3*, *4* — межпоперечные связки; *5* — межостистая мышца; *6* — связка от остистого отростка последнего поясничного позвонка к остистому отростку II крестцового позвонка.

ется, надостистая связка отсутствует или развита слабо. Система надостистой связки и мощных остистых отростков обеспечивает жесткость позвоночного столба по принципу ферм (см. выше), поэтому межостистые связки и мышцы у копытных теряют свое значение. У хищников, наоборот, развивается сложная система межостистых связок. Так, у кошек, собак и медведей от каудальной части верхушки каждого остистого отростка поясничного позвонка к краниальному краю соседнего позвонка идет, веерообразно расширяясь, межостистая связка. Аналогичная межостистая связка тянется от краниальной верхушки остистого отростка к каудальному краю соседнего позвонка (рис. 150). Вместе обе эти связки позволяют плавно увеличивать и уменьшать расстояние между остистыми отростками соседних позвонков при сгибательно-разгибательных движениях позвоночного столба. Особенно сильное развитие подвижности спины у куньих приводит к редукции всех межостистых связок, к сильному сокращению высоты остистых отростков и развитию межостистых мышц, слабо выраженных у кошек, собак и медведей.

Сокращение боковой подвижности позвоночного столба у копытных обеспечивается разрастанием поперечнореберных отростков, которые направлены перпендикулярно оси тела позвонка в горизонтальной плоскости. Верхушки этих отростков расширяются в передне-заднем направлении и соединяются друг с другом межпоперечной связкой. У хищников поперечнореберные отростки направлены косо вперед и вниз. К верхушке они расширяются незначительно или даже сужаются. Особенно наклонены поперечнореберные отростки у куньих, у которых они, кроме того, развиты слабо и соединены сильно развитой межпоперечной мышцей. Благодаря постепенно увеличивающемуся наклону поперечнореберных отростков расстояния между их концами увеличиваются, что дает дополнительную свободу боковых изгибов позвоночника (рис. 150).

Препятствуют подвижности позвоночного столба и замки на суставных отростках у копытных. У хищников замков на суставных отростках не имеется.

Рассмотрение особенностей строения позвоночного столба хищников можно было проводить в общем плане, так как сложная дивергенция способов охоты у них мало отразилась на развитии позвоночника. Более сложная и дифференцированная роль конечностей приводит к необходимости исследовать соответствующие изменения их в пределах естественных групп.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ

Приспособление к бегу у кошек

Как было сказано выше, среди кошек приспособление к бегу наиболее ярко выражено у гепарда, поэтому в данном разделе рассматриваются особенности гепарда как специализированной в беге формы и приводится сравнение с другими кошками, у которых специализация в беге менее выражена. По внешнему виду (экстерьеру) гепарды четко отличаются от других кошек высоконогостью. Интересно отметить, что высоконогость обусловлена у них не удлинением конечностей (табл. 16), а особым типом их постановки. Гепарды ходят как бы на выпрямленных конечностях (рис. 146). Из табл. 16 видно, что по относительной длине сегментов задних конечно-

Таблица 16

Относительные размеры сегментов скелета конечностей у кошек (в % к сумме длин поясничного и грудного отделов позвоночника)

Вид	Относительная длина							
	бедро (а)	голень (б)	стопа (в)	сумма (а+б+в)	плечо (г)	предплечье (д)	кисть (е)	сумма (г+д+е)
Acinonyx jubatus	43	43	42	128	38	45	26	109
Felis pardus	44	42	41	127	39	40	28	107
F. onza	42	36	36	114	38	39	24	101
F. uncia	41	42	42	125	38	41	29	108
F. concolor	42	40	42	124	37	37	30	104
F. leo	40	36	40	116	38	41	27	106
F. lynx	46	47	45	138	38	44	31	113
F. serval	43	43	41	127	39	43	26	108
F. manul	44	46	41	131	42	46	27	115
F. chaus	41	42	41	124	36	41	24	101
F. margarita	41	41	44	126	38	42	25	105
F. euptilura	42	42	39	123	37	38	24	99
F. silvestris	43	46	42	131	38	42	25	105
F. caudata	43	45	46	134	40	44	25	109

стей гепард стоит на пятом месте после рыси, степной кошки, манула и лесной кошки, а по длине сегментов скелета передней конечности на четвертом месте после манула, рыси и степной кошки.

В предыдущих главах расшифровка особенностей строения скелета и мышц основывалась на изучении биомеханики основных характерных для животных скоростных аллюров. Предполагалось, что менее трудоемкие формы локомоции могут быть выполнены теми же органами при меньшей интенсивности работы или при другой последовательности включения их в работу. Естественно, что эта предпосылка требовала экспериментального доказательства, которое проводить на крупных копытных технически очень трудно. Поэтому мною рассматривается биомеханика двух крайних вариантов движения домашней кошки: ходьба (нормальный шаг) со скоростью 0.9 м/сек., не требующая особых затрат энергии, и прыжок в 170 см длиной, приближающийся к максимально возможным для кошек. Параллельно проводилось исследование электрической активности ряда мышц задней конечности при ходьбе, рыси и галопе у мезенцефалического препарата кошки (Гамбарян и др., 1970). Такое комплексное исследование модельного животного [4] позволяет проконтролировать возможность обсуждения причин перестройки органов движения на основе биомеханических исследований скоростных аллюров.

При скоростных аллюрах, как указывалось выше (стр. 72), наиболее нагружена фаза опоры, выполнение которой в основном ложится на разгибатели тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. При этом основная нагрузка приходится на разгибатели тазобедренного сустава, которые в первую очередь и усиливаются при специализации в быстром беге. Часть мышц этой группы (длинные заднебедренные) в фазе переноса могут служить сгибателями коленного сустава. Так как эта последняя функция неизмеримо меньше по затрачиваемой энергии, чем разгибание тазобедренного сустава в фазе опоры, я считал, что нагрузка на эти мышцы должна приходиться на фазу опоры. Однако при медленных аллюрах мощности, развиваемые мышцами в фазе опоры и фазе переноса, могут оказаться более схожими, и в этом случае можно ожидать перемещения активности длинных заднебедренных мышц из фазы опоры в фазу переноса. Естественно, что все эти рассуждения хотелось проверить на модельном животном.

Выше указывалось (стр. 84), что соотношение средней скорости движения дистального конца конечности в фазе переноса туловища определяется ритмом работы конечностей. Во взятом для анализа случае нормального шага с приближающимся к медленной рыси ритмом локомоции (рис. 151) ритм работы конечностей был равен 1.2, т. е. при скорости ходьбы кошки в 0.9 м/сек. средняя скорость перемещения стопы и кисти в фазе свободного переноса была равна 2.1 м/сек. (см. метод расчета выше,

---

[4] Не случайно в качестве модели выбрана домашняя кошка. Во-первых, из всех домашних животных кошки наименее изменились по сравнению со своими дикими сородичами. Поэтому доместикационные изменения вряд ли могут существенно исказить полученные результаты. Во-вторых, домашние кошки — излюбленный объект экспериментаторов-физиологов. Именно на этом объекте разработана методика изучения особенностей движения на мезенцефалическом препарате (Шик, Северин и Орловский, 1966). Ясно, что локомоция, вызываемая электрическим раздражением мозгового ствола у кошки, лишенной больших полушарий, — это не естественное передвижение интактного животного. Однако по ряду существенных признаков координация движений при такой управляемой локомоции не отличается от естественной (Шик, Орловский и Северин, 1966). Техника же эксперимента с мезенцефалической кошкой более легкая и позволяет с большой повторностью получать нужные формы локомоции. В связи с тем, что электрическая активность мышц, изученная у мезенцефалической кошки и исследованная у интактных животных, оказалась почти одинаковой (Engberg, 1964), можно надеяться, что и работа других мышц, исследованная в остром опыте, близка к естественной.

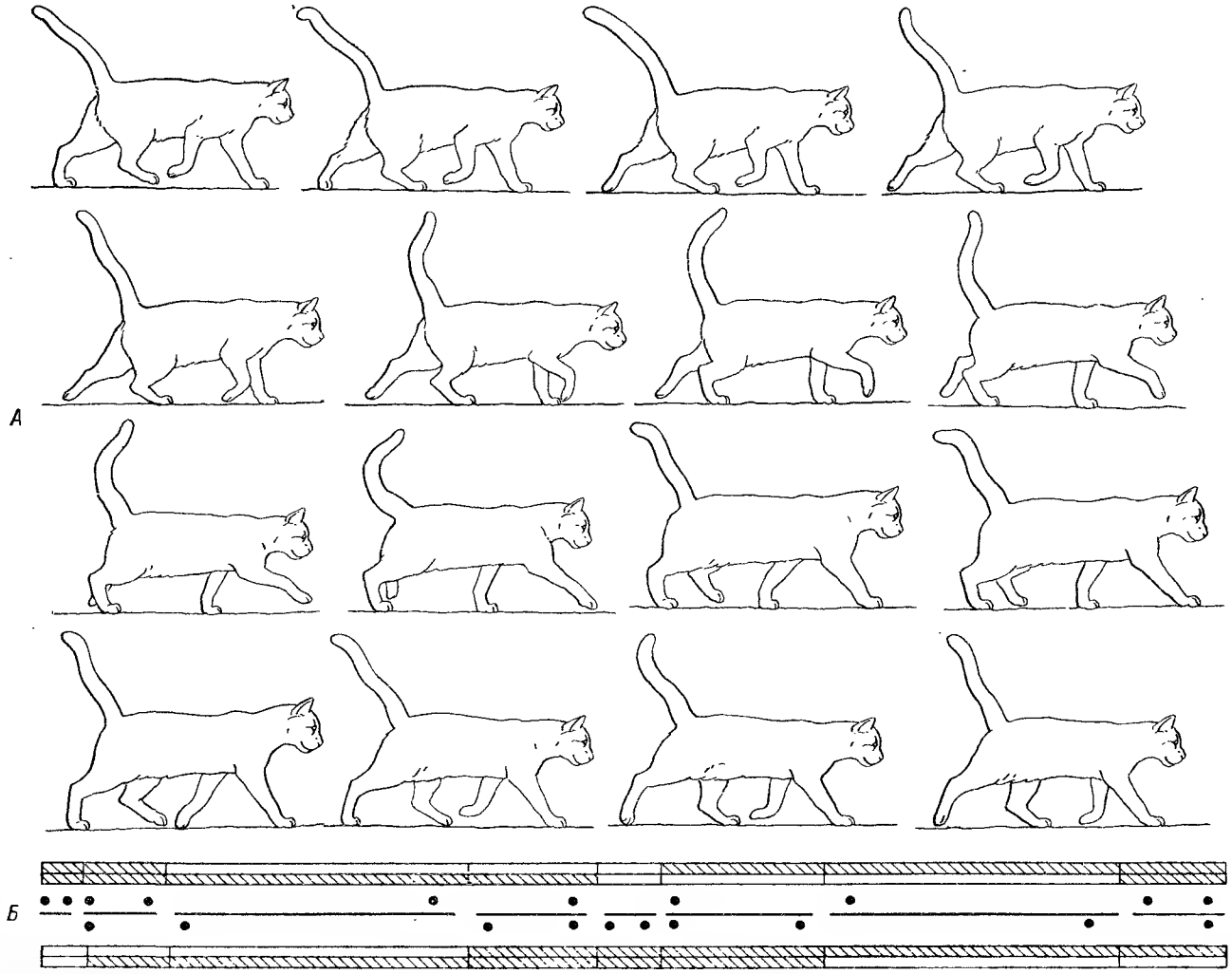


Рис. 151. Последовательные кадры нормального шага кошки (часть цикла) со смещением ритма локомоции в сторону рысей (*А*) и его опорный график (*Б*).

стр. 84). Учитывая, что в начале и в конце фазы переноса скорость движения дистального конца конечности нулевая, можно представить те положительные и отрицательные ускорения, которые должны развиваться мышцами конечностей. Во время галопа (рис. 29) и прыжка перенос зад-

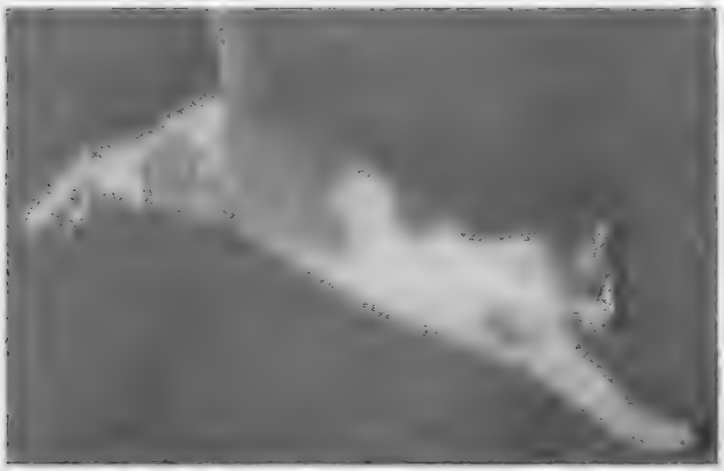


Рис. 152. Кошка в момент приземления (прыжок 170 см). Фото Г. П. Гамбаряна.

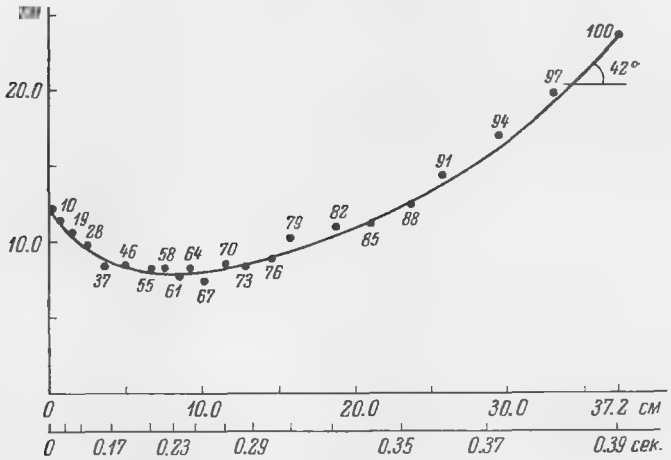


Рис. 153. Кинематика перемещения центра тяжести кошки в фазе опоры перед прыжком на 170 см.

Цифры на кривой — номера кадров, в которых определялся центр тяжести. Обозначен угол вылета центра тяжести (42°). *По осям абсцисс* — время в сек. и длина в см; *по оси ординат* — высота в см.

них конечностей вперед начинается только после приземления кошки на передние конечности (рис. 152) и осуществляется в основном за счет сил инерции движения. В результате оказывается, что во время прыжка и галопа фаза переноса требует развития меньших мощностей, чем при ходьбе. О сравнительной же нагрузке на конечности в фазе опоры можно судить по следующим данным. При медленной ходьбе нагрузка на одну конечность достигает 40% веса тела (Manter, 1938). Нагрузку же на задние конечности во время прыжка можно высчитать, исследуя кинематику

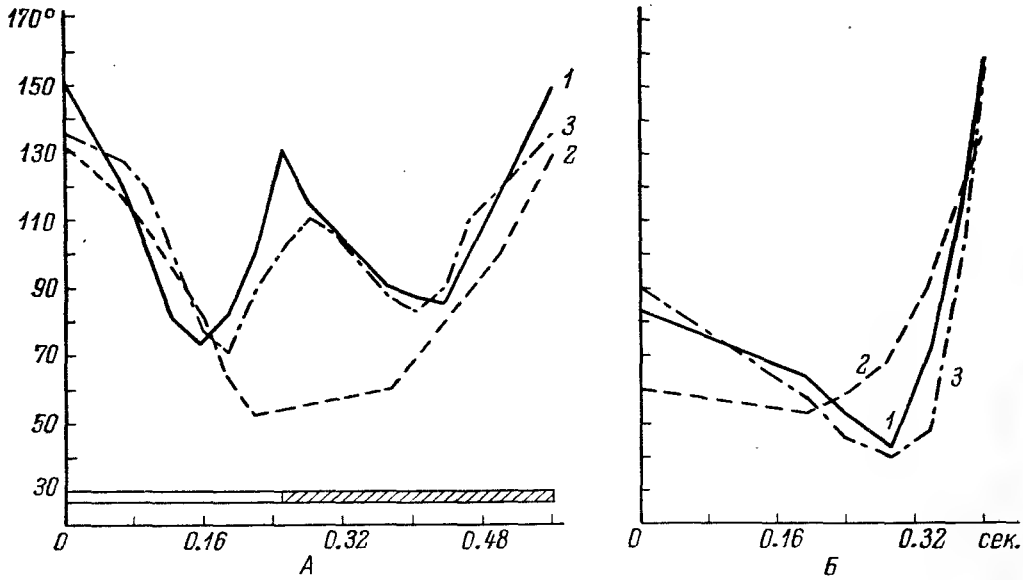


Рис. 154. Изменение углов в суставах задней конечности домашней кошки.

А — на протяжении цикла во время шага (с рис. 151) (*заштрихованная часть линейки* — фаза опоры); *Б* — на протяжении фазы опоры перед прыжком на 170 см. *По оси абсцисс* — время в сек.; *по оси ординат* — величина углов суставов в градусах; *1* — коленный; *2* — тазобедренный; *3* — голеностопный суставы.

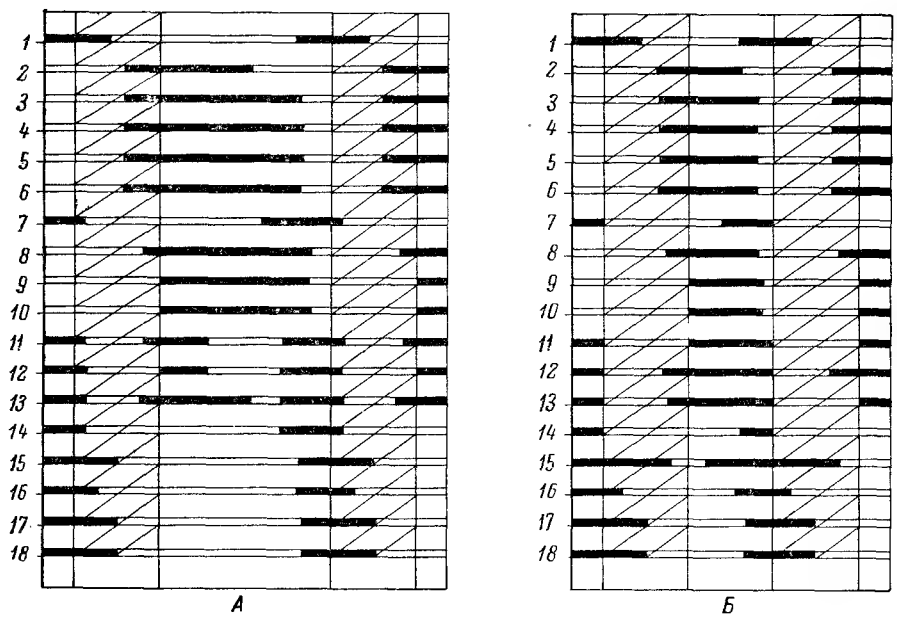


Рис. 155. Схема электрической активности мышц задней конечности кошки в цикле при ходьбе (*А*) и галопе (*Б*).

Заштрихованные столбики — фазы переноса; *незаштрихованные* — опоры; *зачерненные части линеек* — мышцы электрически активны; *светлые части линеек* — мышцы электрически пассивны; *1* — m. iliopsoas; *2* — m. soleus; *3*, *4* — m. gastrocnemius: *3* — lateralis, *4* — medialis; *5* — m. plantaris; *6* — m. vastus lateralis; *7* — m. rectus femoris; *8* — m. semimembranosus; *9* — m. adductor; *10*, *11* — m. biceps femoris: *10* — pars anterior, *11* — pars posterior; *12* — m. semitendinosus; *13* — m. gracilis; *14* — m. gluteus medius; *15* — m. sartorius; *16* — m. tensor fasciae latae; *17* - m. ext. digitorum longus; *18* — m. tibialis anterior.

перемещения центра тяжести в фазе опоры. Для этой цели из 100 кадров, на которые приходилась фаза опоры во время прыжка, снятого со скоростью 263 кадра/сек., были увеличены 22 кадра. До 55-го кадра отбирались каждые 9 кадров, а далее каждый третий. Со всех выбранных кадров были сделаны картонные модели в естественную величину кошки, и с их помощью исследована динамика перемещения центра тяжести кошки в фазе опоры перед прыжком на 170 см (рис. 153). Вся траектория центра тяжести была разбита на шесть участков, в каждом из которых высчитывались скорость и ускорение в перемещении центра тяжести (табл. 17).

Таблица 17

Анализ траектории центра тяжести кошки в фазе опоры перед прыжком в 170 см

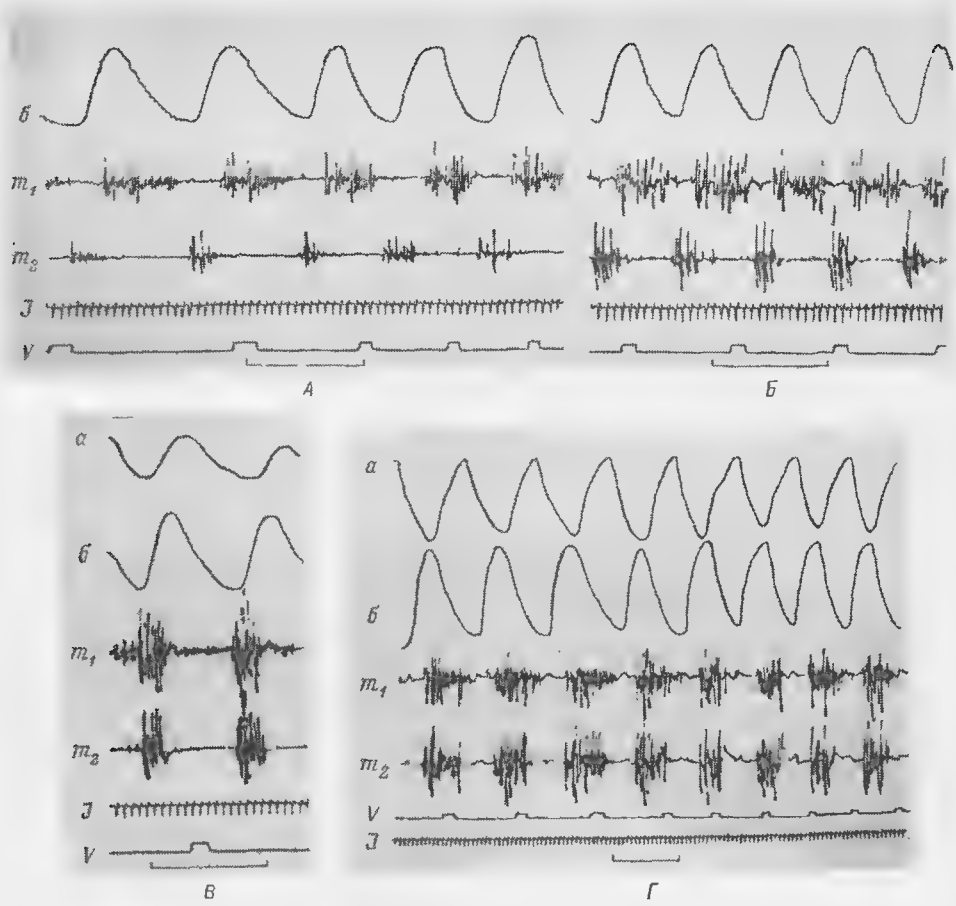
Порядковые номера кадров (и их количество)	Время, сек.	Расстояние, см	Скорость, м/сек.	Приращение скорости, м/сек.	Среднее время, за которое развивалось ускорение, сек.	Ускорение, м/сек.^{2}
0 –37 (37)	0.144	4.9	0.34	—	—	—
37—58 (21)	0.080	3.5	0.44	0.10	0.112	0.9
58 –73 (15)	0.057	5.8	1.02	0.58	0.068	8.5
73—88 (15)	0.057	10.8	1.90	0.88	0.057	15.5
88—97 (9)	0.034	13.1	3.85	1.95	0.045	43.3
97—100 (3)	0.011	4.6	4.20	0.35	0.022	15.9

Как видно из таблицы, ускорение движения центра тяжести нарастает почти до момента отрыва и к концу фазы опоры достигает 43.3 м/сек.^{2}. Тем самым сила, развиваемая каждой конечностью кошки в фазе опоры, при прыжке превышает четырехкратный вес тела и каждая конечность во время прыжка развивает силу в 4—5 раз бóльшую, чем при ходьбе.

Общий размах сгибательно-разгибательных движений в опорной фазе шага заметно меньше, чем во время прыжка (рис. 154), когда минимальная величина угла в тазобедренном суставе достигает 53°, в опорной фазе шага — 58°, соответственно в коленном суставе — 43 и 85°, в голеностопном — 40 и 83°. Максимальные же величины углов для тазобедренного сустава примерно равны при обоих видах движения и составляют 135 для прыжка и 130° для шага, коленный же сустав разгибается во время прыжка до 158, а при шаге — до 148°, а голеностопный — соответственно до 153 и 138°. Если к тому же учесть, что разгибание этих суставов завершается у кошки во время прыжка за 0.19 сек. (тазобедренный сустав) и 0.10 сек. (коленный и голеностопный суставы), а при шаге — за 0.35 сек. (тазобедренный сустав) и 0.20 сек. (коленный и голеностопный), то становится очевидной заметно бóльшая скорость разгибания суставов задней конечности в фазе опоры во время прыжка по сравнению с шагом.

В фазе переноса продолжительностью 0.23 сек. происходит сгибание коленного сустава от 148 до 73°, а голеностопного — от 137 до 70°, и затем их разгибание до 100 и 130° (рис. 154, *А*). Эти сгибательно-разгибательные движения в суставах задней конечности во время фазы переноса и обеспечивают необходимые ускорения и замедления перемещения конечности в воздухе.

В установившемся режиме локомоции каждая мышца развивает активность в определенной фазе шага (рис. 155). Односуставные мышцы не меняют фазу своей работы в цикле и при увеличении развиваемой животным мощности даже тогда, когда происходит смена аллюра. В случае двусуставных мышц ситуация может быть значительно сложнее.



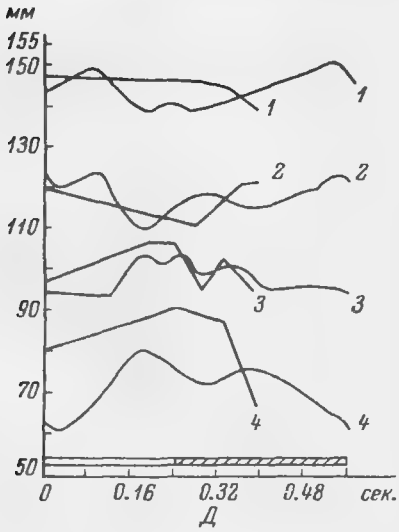


Рис. 156. Электромиограммы и изменение длины мышц задней конечности кошки.

А — ходьба, *Б* — рысь, *В* — галоп.

А, *Б* — m. gastrocnemius lateralis (m_1) и m. tibialis anterior (m_2); *В* — m. ext. digitorum longus (m_1) и m. tibialis anterior (m_2); *Г* — m. gastrocnemius lateralis (m_1) и m. soleus (m_2); *а*, *б* — продольные перемещения конечностей: *а* — левой, *б* — правой (отклонения вверх соответствуют фазе переноса, вниз — опоры); m_1, m_2 — электромиограммы мышц конечностей; *J* — отметка раздражения мозгового ствола; *V* — скорость движения ленты тредбана (интервал между отметками 0.5 м); отметка времени — 0.5 сек.; *Д* — изменения длин мышц (*короткие линии* — в фазе опоры перед прыжком, *длинные* — при ходьбе, полный цикл); *1* — m. ext. digitorum longus; *2* — m. tibialis anterior; *3* — m. gastrocnemius lateralis; *4* — m. soleus. *Заштрихованная часть линейки* — фаза опоры во время ходьбы. *По оси абсцисс* — время в сек.; *по оси ординат* — длина в мм.

При постоянной силе раздражения мозга фаза переноса — стандартный элемент локомоторного цикла. Изменение скорости движения ленты тредбана при постоянной силе раздражения ствола не сказывается ни на кинематике переноса, ни на работе мышц в фазе переноса (рис. 156, *А* и *Г*). Из этого же рисунка видно, что амплитуда ЭМГ[5] во время фазы опоры также не зависит от скорости локомоции, но продолжительность ЭМГ мышц-разгибателей меняется соответственно длительности опоры. Последняя же, как уже говорилось выше (стр. 84), существенно уменьшается по мере увеличения скорости локомоции.

Усиление раздражения ствола увеличивает мощность, развиваемую двигательным аппаратом. При этом, даже если стабилизировать скорость локомоции (активно тормозя скорость перемещения ленты тредбана), амплитуда ЭМГ всех мышц возрастает, но не в одинаковой степени, особенно для мышц разных суставов и мышц, относящихся к разным группам. Длительность фазы переноса при этом уменьшается на 10—20% и соответственно несколько укорачивается время активности мышц, работающих в этой фазе шага (рис. 156, *А*, *Б*).

Разгибатели тазобедренного сустава

Как указывалось выше, к разгибателям тазобедренного сустава относятся три группы мышц: ягодичная, короткие и длинные заднебедренные. Из них ягодичные и короткие заднебедренные представляют собой односуставные мышцы, длина которых (рис. 157, *В*, *Г*; рис. 158, *Д*, *Е*) изменяется в соответствии с изменением угла в тазобедренном суставе (рис. 154): возрастает при его уменьшении и уменьшается при его увеличении. За время фазы опоры при прыжке средняя ягодичная мышца (m. gluteus medius) укорачивается на 18%, а при ходьбе — на 14%. Активно же она сокращается только к концу опоры (рис. 157, *Б*, m_1), в тот момент, когда бедро уже почти достигло заднего положения. Вероятно, участие в создании пропульсивного толчка в конце фазы опоры — важная функция этой мышцы при локомоции. В связи со специализацией в беге у кошек эта группа мышц мало изменяется (табл. 18).

Ко второй группе односуставных разгибателей тазобедренного сустава относятся две крупные мышцы: m. semimembranosus (рис. 158) и m. adductor (рис. 159), и две более мелкие, ЭМГ которых не исследовалась. О длине первых двух мышц можно судить по размерам проксимального края m. semimembranosus и соответствующего ему дистального края m. adductor (рис. 158, *Д*, *Е*). Как видно на графиках, за время опоры при ходьбе эти мышцы укорачиваются на 25%, а во время прыжка — на 20%. Полуперепончатая мышца и аддукторы бедра активны при ходьбе и галопе от конца переноса и почти до конца опоры, т. е. начало активности этих мышц (рис. 158, *А*, *Б*, *В*, m_1; 159, *Б*, *В*, m_2) опережает их укорочение (работа в уступающем режиме). Специализация в беге у кошек приводит в первую очередь к усилению именно этой группы мышц. Так, у гепарда группа коротких заднебедренных мышц составляет 16.2% веса мышц задних конечностей, а у других кошек — от 9.6 до 12.0%.

Двусуставность длинных заднебедренных мышц и многочисленные структурные связи каждой из них с другими мышцами делают особенно трудным анализ работы мышц этой группы. Среди них одной из наиболее сложных мышц является задняя двуглавая мышца бедра, подразделенная на две неравные по мощности порции: краниальную и каудальную. Масса краниальной порции у отдельных видов кошек в 4—7 раз больше массы каудальной. Усилие краниальной порции этой мышцы передается на раз-

[5] ЭМГ — электромиограмма, по которой судят об активности мышцы.

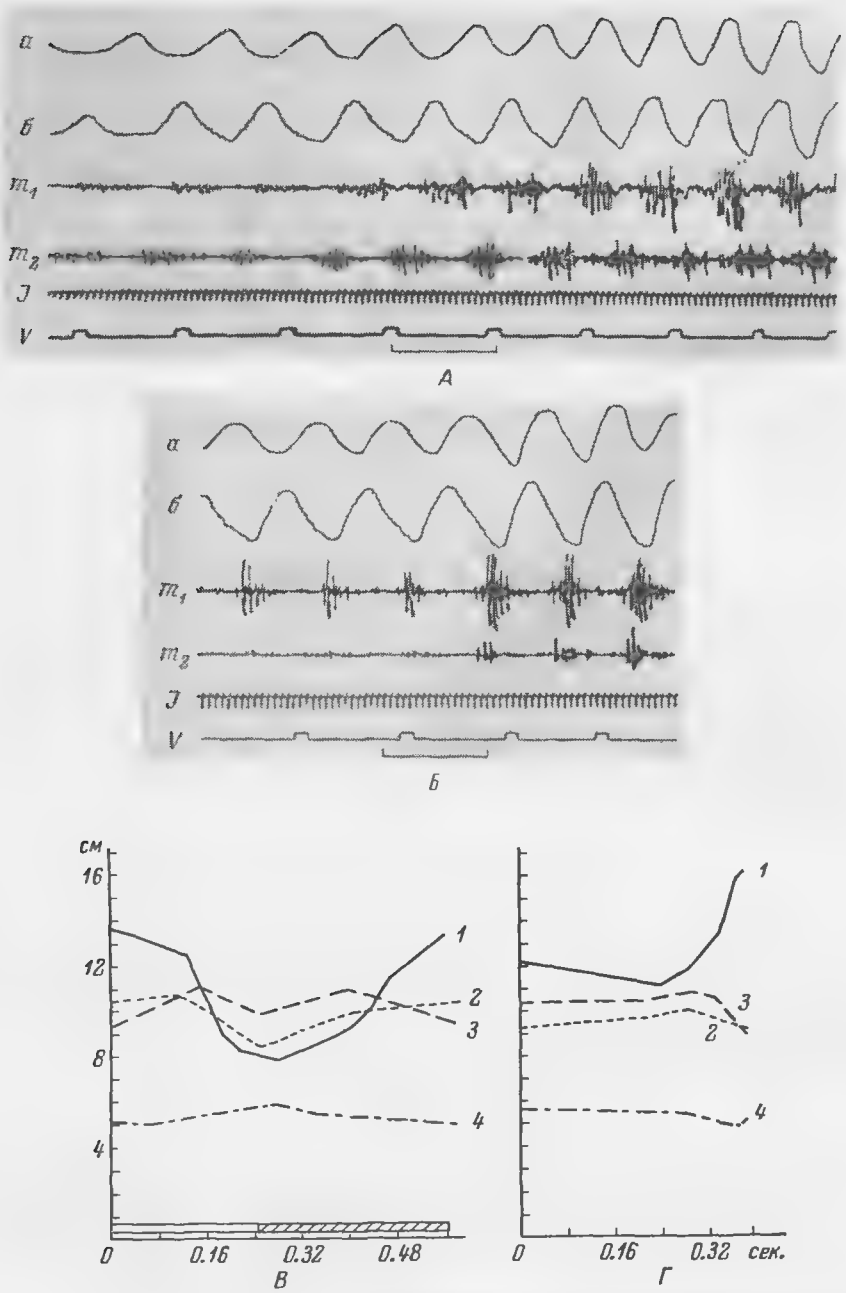


Рис. 157. Электромиограммы и изменение длин мышц задней конечности кошки.

А — m. vastus lateralis (m_1) и m. sartorius (m_2), сила раздражения мозгового ствола постепенно увеличивается (переход от ходьбы к галопу); *Б* — m. gluteus medius (m_1) и m. rectus femoris (m_2), переход с рыси на галоп; *В*, *Г* — изменение длин мышц на протяжении: *В* — фазы опоры перед прыжком на 170 см, *Г* — всего цикла при ходьбе; *1* — m. sartorius; *2* — m. rectus femoris; *3* — m. vastus lateralis; *4* — m. gluteus medius. Остальные обозначения те же, что на рис. 156.

Таблица 18

Относительный вес мышц задней конечности *Felidae* и *Canidae* (в % к сумме весов мышц задней конечности)

Мышцы	*Acinonyx jubatus*	*Felis pardus*	*Felis pantera*	*Felis uncia*	*Felis onza*	*Felis concolor*	*Felis leo*	*Felis lynx*	*Felis chaus*	*Nyctereutes procyonoides*	*Vulpes vulpes*	*Canis lupus*	*Lycaon pictus*
m. gluteus medius	4.7	4.5	5.1	4.3	5.4	4.4	5.8	4.1	3.8	4.9	4.7	6.9	5.6
m. gluteus minimus[1]	1.4	1.2	1.3	1.6	2.1	1.4	2.8	1.1	1.8	1.5	1.1	1.2	1.5
Ягодичные	6.1	5.7	6.4	5.9	7.5	5.8	8.6	5.2	5.6	6.4	5.8	8.1	7.1
m. pectineus	0.3	0.5	0.8	1.0	—	0.5	0.2	0.4	0.7	1.0	0.5	0.7	0.9
m. quadratus femoris	0.3	0.4	0.6	0.6	1.0	0.6	0.5	0.5	1.1	0.8	0.4	0.4	0.5
m. adductores	15.6	10.3	8.0	9.6	11.2	11.3	12.0	10.4	8.3	8.9	11.3	12.1	11.7
Короткие заднебедренные	16.2	11.2	9.4	11.2	12.2	12.4	12.7	11.3	10.1	10.7	12.2	13.2	13.1
m. biceps anticus	2.5	2.5	2.7	} 10.1	2.0	1.9	1.6	0.7	1.0	—	—	—	–
m. biceps posticus	9.6	11.6	11.7		9.5	10.7	10.1	13.8	11.1	14.3	13.3	13.3	13.5
m. semitendinosus	4.2	4.2	5.1	4.8	4.5	4.4	3.9	3.6	3.8	4.0	4.5	5.4	4.6
m. gracilis	3.7	3.3	3.1	3.8	2.9	3.3	4.2	2.6	3.7	6.6	5.4	5.2	4.4
m. semimembranosus	11.7	11.2	9.0	10.2	10.8	12.9	9.9	11.6	9.0	7.8	10.8	8.4	7.9
Длинные заднебедренные	31.7	32.8	31.6	28.9	29.7	33.2	29.7	32.3	28.6	32.7	34.0	32.3	30.4
Разгибатели тазобедренного сустава	54.0	49.7	47.4	46.0	49.4	51.4	51.0	48.8	44.3	49.8	52.0	53.6	50.6
m. vastus lateralis	7.4	7.9	8.3	9.1	6.8	7.6	9.7	7.9	9.3	9.7	8.8	8.5	9.5
m. vastus medialis[2]	4.6	4.5	4.2	4.8	5.6	4.5	6.2	4.9	7.0	4.5	5.1	4.8	5.4
Разгибатели коленного сустава	12.0	12.4	12.5	13.9	12.4	12.1	15.9	12.8	16.3	14.2	13.9	13.3	14.9
m. gastrocnemius[3]	2.7	7.2	8.7	6.2	7.2	6.3	5.9	6.6	9.7	7.1	4.4	3.3	3.1
m. psoas minor	1.5	1.3	1.3	} 6.0	1.1	1.2	1.1	1.3	1.2	1.6	2.2	1.3	1.8
m. iliopsoas	6.1	3.9	3.6		3.9	5.1	4.2	3.6	3.5	3.7	3.1	4.0	4.6
m. gluteus superficialis	1.1	1.4	1.3	} 4.2	} 2.7	} 4.0	1.3	2.7	0.7	0.9	1.5	1.4	1.2
m. tensor fascia latae	3.1	2.9	2.4				2.8	2.9	2.0	2.1	3.2	3.0	3.1
m. obturator[4]	2.0	1.5	1.7	2.0	2.4	1.8	2.0	1.7	2.4	1.9	2.0	2.0	2.2
m. gemelli	0.1	0.2	0.3	0.2	0.4	0.3	0.3	0.1	0.4	0.3	0.1	0.1	0.2
m. popliteus	0.5	0.4	0.5	0.7	0.5	0.6	0.7	0.6	0.8	0.7	0.5	0.7	0.6

Таблица 18 (*продолжение*)

Мышцы	*Acinonyx jubatus*	*Felis pardus*	*Felis pardera*	*Felis uncia*	*Felis onza*	*Felis concolor*	*Felis leo*	*Felis lynx*	*Felis chaus*	*Nycterentes procyonoides*	*Vulpes vulpes*	*Canis lupus*	*Lycaon pictus*
m. rectus femoris	3.3	4.6	4.2	5.1	4.7	3.8	4.4	4.6	4.8	5.4	4.8	3.9	4.9
m. sartorius	5.6	4.1	5.9	4.6	5.0	4.7	5.4	3.9	3.4	3.2	2.3	4.2	4.2
m. plantaris	2.1	2.4	2.5	2.0	1.9	2.1	2.1	3.4	2.7	2.4	2.7	2.7	1.8
m. tibialis anterior	1.4	2.4	2.8	2.9	2.3	2.2	2.3	2.2	2.1	1.9	1.8	1.5	1.6
m. ext. digitorum longus	1.3	1.3	1.4	1.7	1.7	1.3	1.5	1.2	1.4	1.2	1.3	1.4	1.2
m. peroneus [5]	0.8	0.8	1.1	1.2	0.9	1.1	1.1	1.0	1.3	1.0	1.0	0.7	0.5
m. flexor digitorum [6]	2.5	2.5	1.7	3.3	2.2	3.1	2.8	2.1	2.9	2.6	2.4	2.4	1.8
m. sacrospinalis [7]	23.8	13.5	12.0	—	18.4	—	10.2	20.8	22.0	15.0	—	19.0	17.0

[1] m. m. gluteus minimus + piriformis.
[2] m. m. vastus medialis + vastus intermedius.
[3] m. m. gastrocnemius lateralis + medialis + soleus.
[4] m. m. obturator externus + internus.
[5] m. m. peroneus brevis + longus + digiti quinti.
[6] m. m. tibialis posterior + fl. digitorum longus + fl. hallucis longus.
[7] Для этой мышцы, разгибателя спины, приводится процентное отношение к сумме весов мышц передних и задних конечностей.

гибание тазобедренного сустава через ее заднее сухожилие. Краниальная порция возбуждается как при ходьбе, так и при галопе в самом начале фазы опоры и остается активной почти до ее конца.

Для обеспечения нормальной работы краниальной порции двуглавой мышцы бедра необходимо, чтобы переднее и заднее ее сухожилия были постоянно натянуты. Иначе вместо разгибания тазобедренного сустава сокращение ее волокон приводило бы только к прогибу переднего и заднего сухожилий этой мышцы. Особенно важно натяжение этих сухожилий к концу фазы опоры, когда из-за увеличения угла перистости значительно возрастает возможность прогиба этих сухожилий.

От заднего сухожилия краниальной порции двуглавой мышцы бедра начинаются пучки каудальной порции этой мышцы, натягивающие это сухожилие. Пучки этой порции двуглавой мышцы имеют наименьшую длину в середине фазы переноса при ходьбе, а к началу опоры они достигают максимальной длины. В начале опоры они вновь сокращаются, а к концу фазы опоры вновь несколько удлиняются — повторно в цикле. Вспышки активности этой мышцы в цикле ходьбы происходят дважды, и оба раза они возникают до окончания удлинения мышцы, т. е. мышца каждый раз начинает работу в уступающем режиме. В конце опоры растянутая каудальная порция двуглавой мышцы активно напряжена, что приводит в момент отрыва конечности к сгибанию коленного сустава.

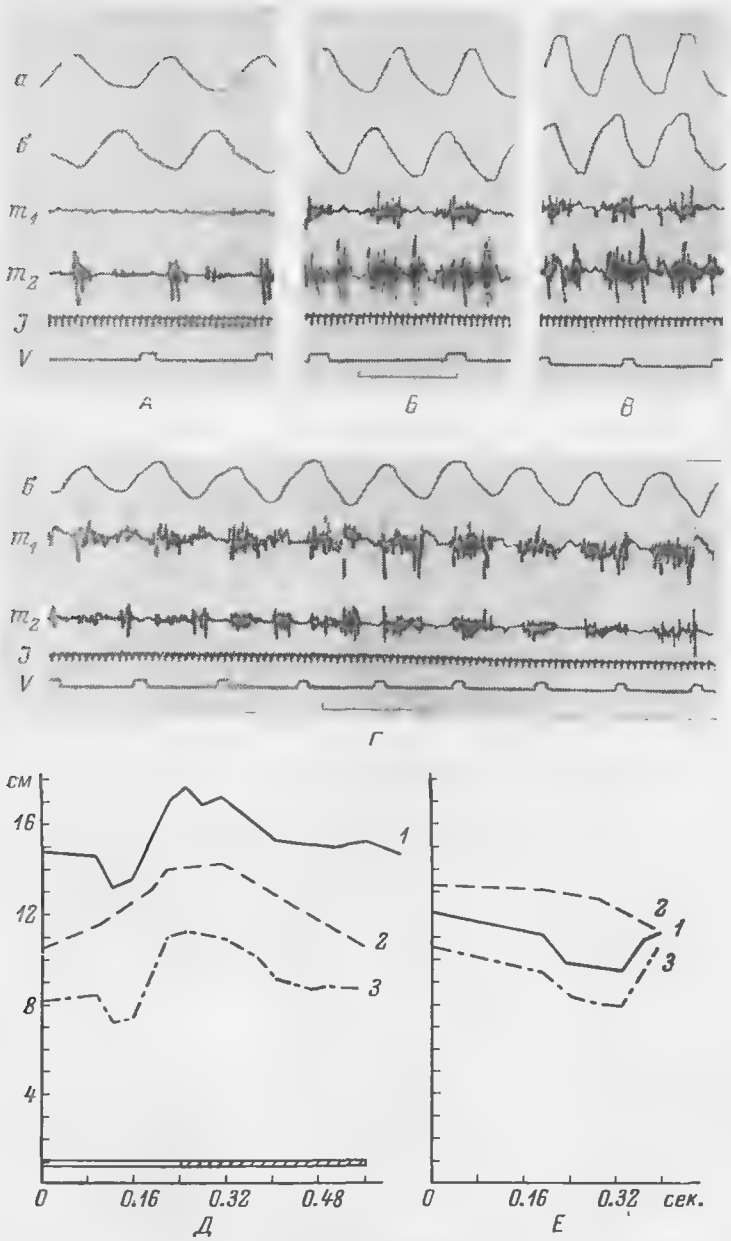


Рис. 158. Электромиограммы и изменение длин мышц задней конечности кошки.

А, *Б*, *В* — m. semimembranosus (m_1) и semitendinosus (m_2): *А* — ходьба, *Б* — рысь, *В* — галоп; *Г* — m. gracilis (m_1) и m. semitendinosus (m_2), переход от ходьбы к рыси; *Д*, *Е* — изменение длин мышц на протяжении: *Д* — фазы опоры перед прыжком на 170 см, *Е* — всего цикла при ходьбе; *1* — m. semitendinosus; *2* — m. semimembranosus; *3* — m. gracilis. Остальные обозначения те же, что на рис. 156.

Амплитуда ЭМГ краниальной порции двуглавой мышцы бедра при переходе с рыси на галоп возрастает в несколько раз (рис. 160, *Г*, m_1). При этом возрастает и амплитуда ЭМГ каудальной порции двуглавой мышцы бедра, что уменьшает прогиб заднего сухожилия краниальной порции двуглавой мышцы бедра. При переходе от ходьбы к галопу задняя порция двуглавой мышцы бедра меняет также фазу активности: она при галопе работает в течение всей опоры и полностью выключается в переносе.

На переднем крае краниальной порции двуглавой мышцы бедра оканчивается широкая фасция бедра, напрягаемая m. tensor fasciae latae, которая при локомоции любой интенсивности активна в конце опоры—начале переноса (рис. 161, *А*, *Б*). Максимум ее активности совпадает

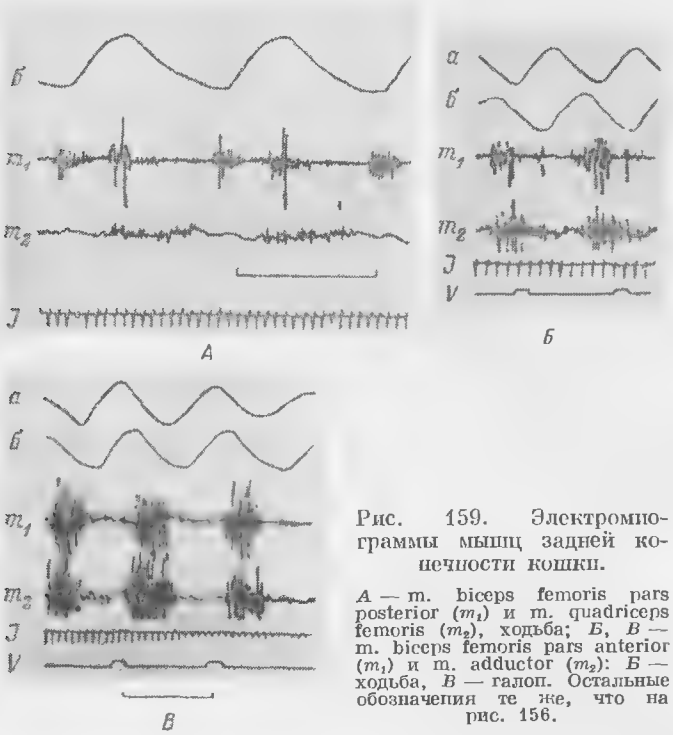


Рис. 159. Электромиограммы мышц задней конечности кошки.

А — m. biceps femoris pars posterior (m_1) и m. quadriceps femoris (m_2), ходьба; *Б*, *В* — m. biceps femoris pars anterior (m_1) и m. adductor (m_2): *Б* — ходьба, *В* — галоп. Остальные обозначения те же, что на рис. 156.

с удлинением волокон этой мышцы (рис. 161, *Г*), т. е. работает эта мышца в уступающем режиме. Амплитуда ЭМГ напрягателя широкой фасции бедра в конце опоры особенно резко возрастает при переходе от ходьбы к галопу (более чем в 20 раз, в то время как двуглавая мышца не более чем в 5 раз). По сравнению с другими кошками у гепарда увеличивается угол перистости краниальной порции двуглавой мышцы бедра. При этом у гепарда значительно возрастает мощность напрягателя широкой фасции бедра, относительный вес которого у гепарда равен 3.1% веса мышц задних конечностей, в то время как у других кошек — от 2.0 до 2.9% (табл. 18). Усиление этой мышцы препятствует прогибанию переднего сухожилия краниальной порции двуглавой мышцы бедра. У гепарда, кроме того, происходит обособление хорошо развитого сухожилия от каудального края двуглавой мышцы бедра, оканчивающегося на пяточном бугре. Вследствие этого у гепарда в фазе опоры возникает разгибательный момент в тазобедренном и голеностопном суставах одновременно. Эти существенные изменения морфологии двуглавой мышцы бедра при специализации

в беге у кошек не сопровождаются заметным увеличением мощности (относительной массы) этой мышцы (табл. 18).

Две другие мышцы из группы длинных заднебедренных — полусухожильная и стройная (рис. 162) — работают почти синфазно, причем ха-

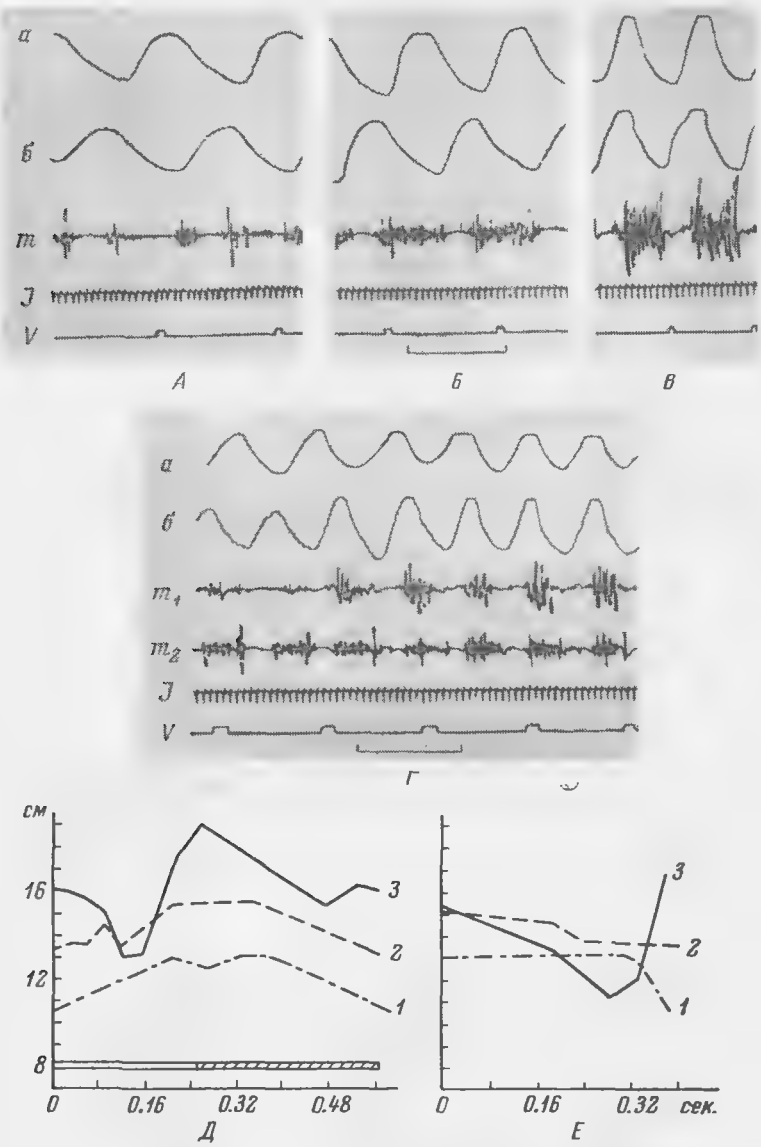


Рис. 160. Электромиограммы и изменение длины мышц задней конечности кошки.

А, Б, В — m. biceps femoris pars posterior: *А* — ходьба, *Б* — рысь, *В* — галоп; *Г* — m. biceps femoris pars anterior (m_1) и m. biceps femoris pars posterior (m_2), переход с рыси на галоп; *Д, Е* — изменение длины m. biceps femoris: *Д* — при ходьбе (весь цикл), *Е* — в фазе опоры перед прыжком; *1* — переднего края, *2* — середины, *3* — заднего края. Остальные обозначения те же, что на рис. 156.

рактер их активности зависит от интенсивности локомоции (рис. 158, *Г*). При ходьбе они работают в начале опоры и в конце опоры—начале переноса и не активны в середине опоры. При галопе активность этих мышц возникает в конце переноса и длится в течение всей опоры. Можно поэтому

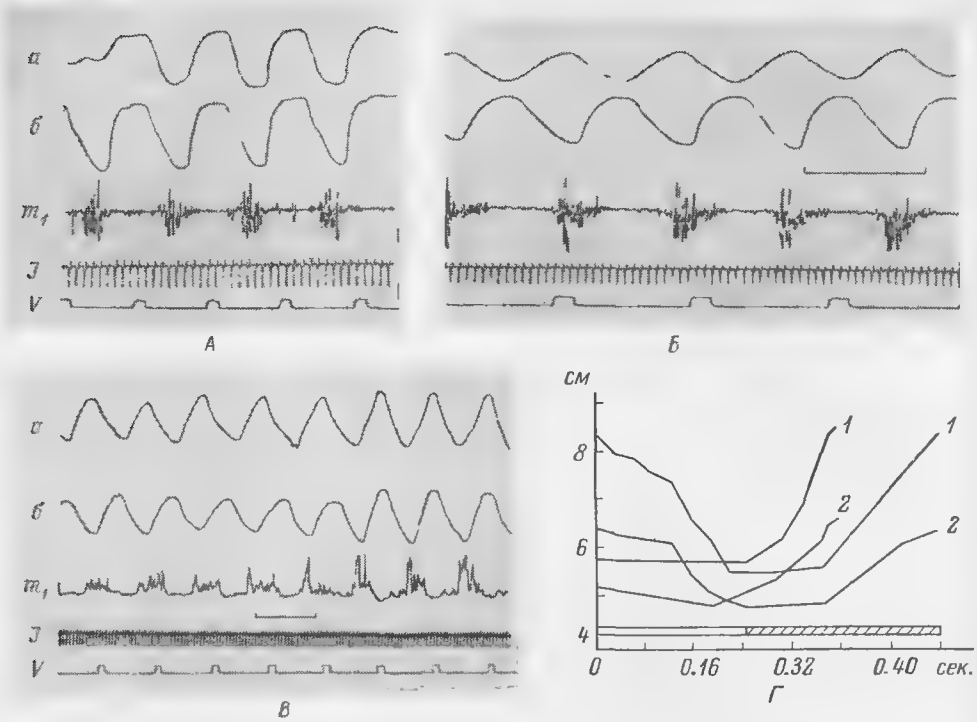


Рис. 161. Электромиограмма и изменение длин мышц задней конечности кошки.

А, *Б* — m. tensor fasciae latae (усиление ЭМГ на *А* в 16 раз меньше, чем на *Б*): *А* — ходьба, *Б* — галоп; *В* — m. iliacus, переход с рыси на галоп (в этой записи ЭМГ интегрирована с постоянной времени 0.03 сек.); *Г* — изменения длин мышц (*короткие линии* — в фазе опоры перед прыжком, *длинные* — при ходьбе, полный цикл); *1* — m. tensor fasciae latae; *2* — m. iliacus. Остальные обозначения те же, что на рис. 156.

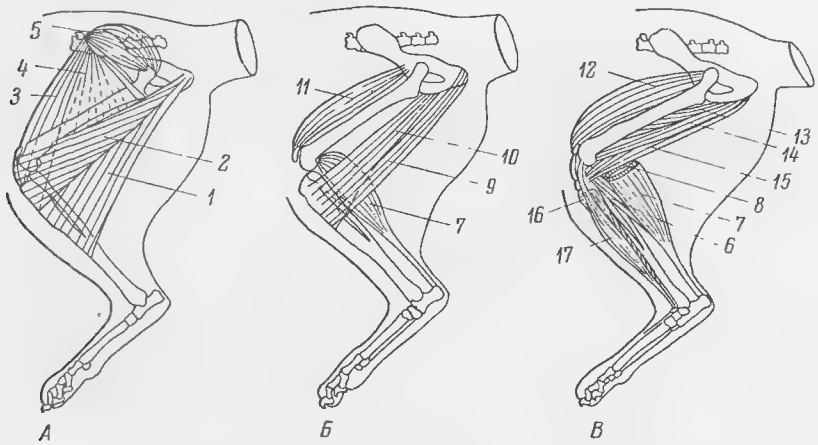


Рис. 162. Мышцы задней конечности кошки.

А — поверхностный; *Б* — средний; *В* — глубокий слои; *1*, *2* — m. biceps femoris: *1* — pars posterior, *2* — pars anterior; *3* — m. sartorius; *4* — m. tensor fasciae latae; *5* — m. gluteus medius; *6* — m. soleus; *7*, *8* — m. gastrocnemius: *7* — lateralis, *8* — medialis; *9* — m. semitendinosus; *10* — m. gracilis; *11* — m. rectus femoris; *12* — m. vastus lateralis; *13* — m. adductor; *14*, *15* — m. semimembranosum: *14* — anterior, *15* — posterior; *16* — m. tibialis anterior; *17* — m. ext. digitorum longus.

считать, что при ходьбе они принимают активное участие в сгибании коленного сустава в начале переноса, в то время как при галопе они работают как разгибатели тазобедренного сустава. Длина этих мышц возрастает к концу переноса и плавно уменьшается во время опоры. У гепарда усиливаются сухожильные связи этих мышц с разгибателями голеностопного сустава, что выражается в образовании мощного сухожильного тяжа от дистального края полусухожильной и стройной мышц, который сливается с ахилловым сухожилием. Таким образом, специализация в беге у гепарда выражается скорее в увеличении связей с разгибателями голеностопного сустава, чем в усилении самих этих мышц (табл. 18).

Сгибатели тазобедренного сустава

Типичным односуставным сгибателем тазобедренного сустава можно считать только подвздошную мышцу (m. iliacus), которая сливается в одно целое с большой поясничной мышцей (m. psoas major), в результате чего образуется подвздошно-поясничная мышца. Однако последняя ее порция, кроме сгибания тазобедренного сустава, влияет и на сгибание спины. Большое значение сгибательно-разгибательных движений позвоночного столба для увеличения скорости движения хищников было в свое время отмечено еще Хильдебрандтом (Hildebrandt, 1961, 1962), который указывал, что движения спины увеличивают скорость бега гепарда на 10—15%. Естественно, что у гепарда в связи со специализацией в беге увеличена мощность этой мышцы (табл. 18). В фазе опоры подвздошная мышца удлиняется при шаге и во время прыжка на 34—36%, а ее активное действие начинается к самому концу фазы опоры в уступающем режиме, что автоматически приводит к сгибанию тазобедренного сустава в момент отрыва конечности.

Остальные сгибатели тазобедренного сустава представляют собой двусуставные мышцы. Из них прямая мышца бедра (m. rectus femoris) работает в конце опоры—начале переноса при ходьбе и только во второй половине опоры при галопе (рис. 157, *Б*, m_2). Обычно (Синельников, 1952; Климов, 1955, и др.) эту мышцу относят к комплексу четырехглавой мышцы бедра, головки которой считаются основными разгибателями коленного сустава. Однако активность прямой мышцы бедра скорее совпадает с работой подвздошно-поясничной мышцы, чем остальных головок четырехглавой мышцы бедра, представляющих собой собственно разгибатели коленного сустава. Длина прямой мышцы бедра возрастает во время опоры примерно на 27% и уменьшается в установочном периоде фазы переноса (рис. 157, *В*, *Г*). Портняжная мышца (m. sartorius) активна при ходьбе в конце опоры—первой половине переноса, а при галопе — в течение почти всего цикла, кроме начала опоры и конца переноса. Активная деятельность этой мышцы при ходьбе приходится на период удлинения ее волокон, которые в течение опоры удлиняются на 75% (рис. 157, *В*, *Г*). Во время прыжка скорость удлинения этой мышцы еще больше, чем при ходьбе.

Разгибатели коленного сустава

Из трех бедренных головок четырехглавой мышцы бедра, представляющих собой собственно разгибатели коленного сустава, ЭМГ исследована только у латеральной обширной мышцы (m. vastus lateralis). Эта мышца удлиняется на 15% в первой половине фазы переноса и укорачивается на 14% во второй половине переноса (рис. 157, *В*, *Г*). В фазе опоры она также удлиняется в первой половине и укорачивается во второй. Активное сокращение этой мышцы начинается в последней трети фазы переноса (рис. 157, *А*, m_1) и продолжается почти до конца фазы опоры. Таким

образом, односуставные разгибатели коленного сустава участвуют в распрямлении конечности перед приземлением и работают в уступающем режиме в первой части опоры, активно сокращаясь в разгонном периоде. Сравнивая изменения длины прямой мышцы бедра и латеральной головки четырехглавой мышцы бедра, мы видим, что они не совпадают ни по интенсивности, ни по времени. Изменение длины латеральной обширной мышцы совпадает с изменением углов в коленном суставе, а прямой мышцы бедра — в тазобедренном и коленном.

Хотя специализация в беге связана с необходимостью усиления функции разгибания коленного сустава, однако у гепарда собственно разгибатели коленного сустава не увеличены по относительной мощности (табл. 18). Усиление же функции разгибания коленного сустава осуществляется косвенным влиянием на это движение коротких заднебедренных мышц (механизм этого косвенного влияния разбирался выше, стр. 76).

Разгибатели голеностопного сустава

Разгибание голеностопного сустава во второй части фазы переноса осуществляется благодаря активному сокращению трехглавой мышцы голени. Активность всех ее головок начинается во второй части переноса и продолжается до конца опоры (рис. 156, *А*, m_1, *Б*, m_1, *Г*). При этом электрическая активность m. soleus прекращается несколько раньше, чем обеих головок m. gastrocnemius (рис. 155; 156, *Г*). Сокращение этих мышц оканчивается, вероятно, практически одновременно, так как длительность механического цикла медленной m. soleus больше, чем m. gastrocnemius (Denny-Brown, 1929).[6]

Длина m. soleus как односуставной мышцы меняется под влиянием изменения угла в голеностопном суставе (рис. 154 и 156, *Д*). Влияние работы коленного сустава на длину головок икроножной мышцы приводит к бо́льшей сглаженности изменений их длины в цикле шага по сравнению с таковой m. soleus. Амплитуда изменения длины в цикле составляет для m. soleus 25%, а для икроножных мышц — 12%. Подмеченное влияние движений в коленном суставе на длину икроножной мышцы должно в сильной степени возрастать у гепарда, у которого начало головок икроножных мышц перемещено проксимально по латеральной и медиальной губе бедренной кости. В связи с этим у гепарда специализация в беге сопровождается не усилением, а ослаблением трехглавой мышцы голени (табл. 18).

Сгибание голеностопного сустава в первой части фазы опоры (как и происходящее одновременно сгибание коленного сустава) обусловлено не активной работой мышц-сгибателей, а действием силы, возникающей в связи с инерционными перемещениями туловища вперед, и силы, развивающейся в это время разгибателями тазобедренного сустава. Разгибатели голеностопного сустава в это время работают в уступающем режиме. В следующей части фазы опоры (вероятно, вблизи от того момента, когда стопа пересекает вертикаль, опущенную из тазобедренного сустава) действие той же силы и упругая сила растянутых разгибателей способствуют разгибанию голеностопного сустава (сказанное относится и к коленному суставу).

Активность трехглавой мышцы голени прекращается несколько ранее окончания разгибания голеностопного сустава еще в фазе опоры. С мо-

---

[6] Вспышка электрической активности быстрых мышц почти совпадает с их механическим действием, а у медленных мышц оканчивается раньше исчезновения механического действия.

мента отрыва конечности сопротивление разгибанию голеностопного сустава резко уменьшается, и если бы трехглавая мышца голени была активна до конца фазы опоры, наступило бы переразгибание голеностопного сустава.

Кроме трехглавой мышцы голени, в разгибании голеностопного сустава могут принимать участие m. flexor digitorum longus, а также слабые m. fl. hallucis longus и m. tibialis posterior. Сопоставление ЭМГ трехглавой мышцы голени с ЭМГ m. fl. digitorum longus (Engberg and Lundberg, 1962; Engberg, 1964) позволяет считать, что они активны в одной и той же части цикла.

Сгибатели голеностопного сустава

К ним относятся односуставная передняя большеберцовая мышца (m. tibialis anterior) и двусуставной разгибатель пальцев (m. ext. digitorum longus). Длина передней большеберцовой мышцы меняется очень незначительно (около 12%), благодаря тому что ее дистальное сухожилие перекинуто через «блок» (сухожильное кольцо поперечной связки заплюсны), находящийся вблизи от оси движения голеностопного сустава. Возбужде-

Рис. 163. Конец фазы опоры перед прыжком гепарда.

ние волокон этой мышцы (рис. 156, *A*, *B*, m_2) начинается в конце фазы опоры, тормозя разгибание сустава, и продолжается после отрыва конечности до конца сгибания сустава в фазе переноса. В остальную часть цикла эта мышца совершенно пассивна. В том же режиме, как и передняя большеберцовая мышца, работает двусуставная m. ext. digitorum longus (рис. 156, *B*, m_1), которая также участвует в сгибании голеностопного сустава. В фазе переноса это усугубляется еще и тем, что сгибание коленного сустава обеспечивает подтягивание мышцы проксимально, и ее сгибающее действие на голеностопный сустав обеспечивается не только собственным сокращением, но и силой сгибания коленного сустава. Фаза

цикла, в которой активно работают сгибатели голеностопного сустава, остается постоянной при переходе от ходьбы к рыси (рис. 156, *Б*) и к галопу (рис. 156, *В*). Относительный вес этих мышц у разных представителей семейства кошек почти не меняется.

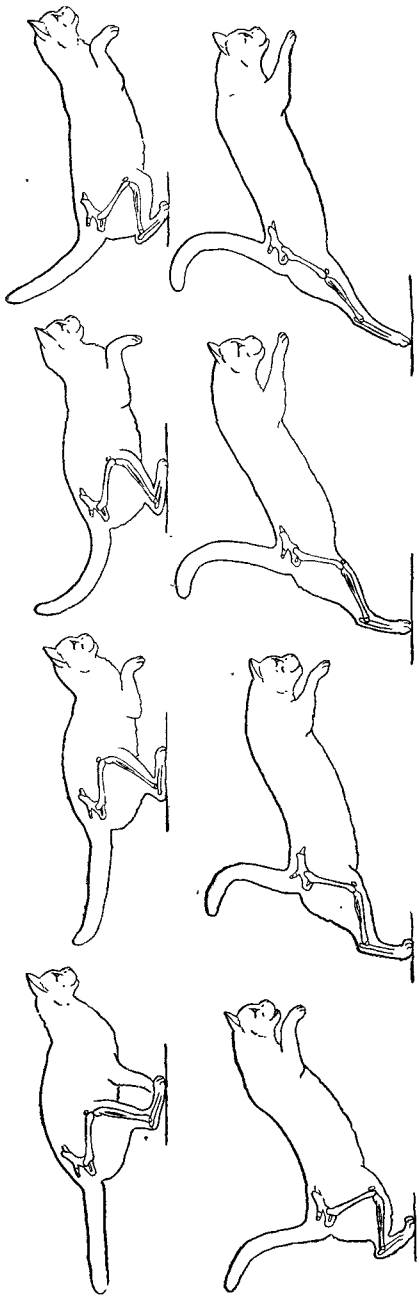


Рис. 164. Движение скелета задних конечностей кошки в фазе опоры перед прыжком на 170 см.

Как видно из вышеприведенного, изменение аллюров отражается на интенсивности работы мышц конечностей и одновременно приводит к изменению времени включения в действие ряда мышц задней конечности. При скоростных аллюрах, требующих наибольших затрат энергии, все мышцы, по топографии своих мест прикрепления способные играть двойную роль, работая как в фазе опоры, так и в фазе переноса, переключаются на опорную фазу (наиболее нагруженную в цикле). Кроме того, часть мышц, морфологически связанных с основными рабочими компонентами, в цикле движения играет роль вспомогательных механизмов, осуществляющих улучшение условий работы основных мышц. При этом специализация в беге может привести к их усилению, или же при смене аллюров на более интенсивные повышается амплитуда ЭМГ (как это, например, имеет место с напрягателем фасции бедра, чрезвычайно увеличивающим амплитуду ЭМГ у кошки при переходе от ходьбы к галопу и усиливающимся у гепарда по сравнению с другими кошками). Разбор работы мышц задней конечности у кошек позволил нам убедиться в возможности определять действительную функцию мышц по биомеханической целесообразности их работы.

Это исследование работы мышц конечностей, кроме того, показало обоснованность разделения мышц задних конечностей на ряд функциональных групп, проведенного мною еще при обсуждении особенностей строения рикошетирующих животных (Гамбарян, 1955). Так, например, прямая мышца бедра относилась мною (Гамбарян, 1955, 1960, 1964) к разряду сгибателей тазобедренного сустава, а не разгибателей коленного, что и было подтверждено вышеописанными опытами.

К сожалению, движение скелета гепарда в фазе опоры по материалам Хильдебранда (Hildebrand, 1959, 1960, 1962) проследить очень сложно,

так как им приводятся лишь три кадра, в какой-то мере связанные с фазой опоры задних конечностей. Поэтому трудно сравнивать детали движения домашней кошки и гепарда. Однако разгибание тазобедренного, коленного и голеностопного суставов у гепарда во время галопа приближается к таковому кошки при ее прыжке (рис. 163, 164). Поэтому можно думать, что специализация в беге у гепарда по сравнению с другими кошками выражается в усилении ряда наиболее выгодно расположенных мышц, в некотором изменении соотношений рычагов скелета и в структурных перестройках, приводящих к увеличению взаимосвязи работы отдельных суставов конечностей.

Как указывалось при анализе галопа домашней кошки (стр. 191), у нее почти полностью отсутствует стадия свободного перекрещенного полета, т. е. передние конечности домашней кошки в основном работают на амортизацию толчков во время приземления (при окончании стадии растянутого полета), а активное сгибание спины оказывается недостаточным для обеспечения перекрещенного полета. По всей вероятности, у других кошек, мало специализированных в быстром беге, галоп слабо отличается от такового домашней кошки. У гепарда же наблюдается значительная по размерам стадия перекрещенного полета, которая только немногим уступает стадии растянутого полета. Эта стадия у гепарда возникает не только за счет активного толчка передними конечностями, но и в связи со сгибанием позвоночного столба. Поэтому неудивительно, что сгибатели позвоночного столба у гепарда развиты сильнее, чем у остальных кошек. Так, в сумме малая поясничная (m. psoas minor) и подвздошно-поясничная (m. iliopsoas) мышцы составляют у гепарда 7.6% веса мышц задних конечностей, тогда как у других кошек — от 4.7 до 6.0% (табл. 18). Сильнее, чем у других кошек, у гепарда развиты и разгибатели спины, обеспечивающие вместе с разгибанием тазобедренного и коленного суставов и сгибанием голеностопного сустава растянутый полет. К разгибателям спины относится комплексная мышца m. sacrospinalis, состоящая из m. iliocostalis, m. m. longissimus dorsi, multifidus, semispinalis, interspinalis. У гепарда m. sacrospinalis составляет 23.8% веса мышц передних и задних конечностей, а у других кошек — от 12.0 до 22.0% (табл. 18).

Фаза передней опоры (рис. 165) у кошек заметно отличается от таковой копытных иным соотношением движения плечевой кости по отношению к туловищу. В момент приземления плечевая кость у кошек стоит почти вертикально (рис. 166). На протяжении подготовительного периода она переводится в горизонтальное положение, а в разгонный период проксимальный конец плеча вновь несколько поднимается. В начале подготовительного периода передний конец грудной кости находится несколько выше и сзади от локтевого сустава, к концу подготовительного периода — несколько ниже и впереди не только локтевого, но и плечевого сустава, а к концу разгонного периода поднимается выше плеча и заходит за его передний край почти на половину длины самой плечевой кости. Таким образом, подвижность туловища между передними конечностями у кошек значительно больше, чем у копытных. При такого рода подвижности туловища по отношению к передним конечностям уменьшается значение зубчатой вентральной мышцы (m. serratus ventralis), которая в основном обеспечивает удержание туловища между конечностями, а значение мышц, начинающихся на туловище каудально и оканчивающихся проксимально на плечевой кости, очень увеличивается. Из числа этих мышц наиболее выгодно расположены широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi) и глубокая грудная мышца (m. endopectoralis). M. latissimus dorsi начинается от верхушек остистых отростков с V до последнего грудных позвонков и от поясничной фасции. Кроме того, у кошек имеется от двух до че-

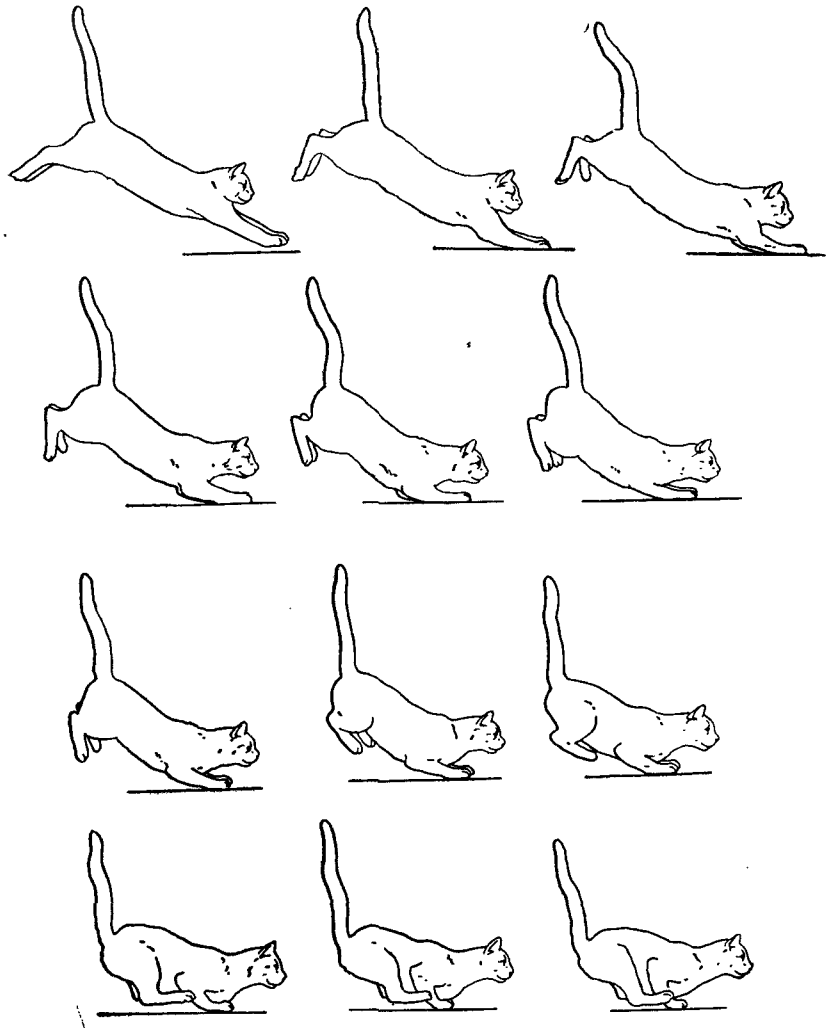


Рис. 165. Последовательные кадры приземления кошки после прыжка на 170 см.

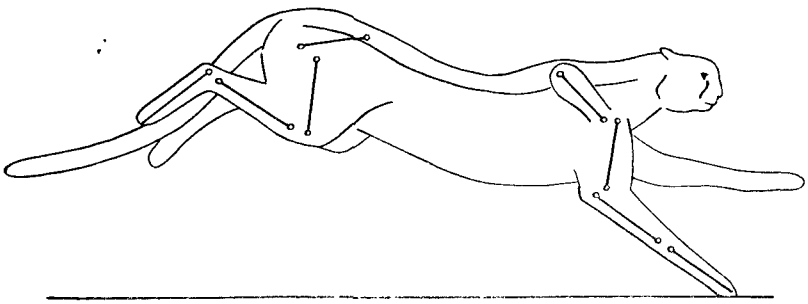


Рис. 166. Положение скелета гепарда в момент приземления на передние конечности. (Из: Hildebrand, 1962).

тырех реберных зубцов, мышечные пучки от которых тянутся к плечевой кости почти параллельно оси тела животного. Оканчивается m. latissimus dorsi на гребне малого бугра плечевой кости вместе с m. teres major и на гребне большого бугра вместе с m. endopectoralis. M. endopectoralis начинается на каудальной половине грудной кости и мечевидном ее отростке, оканчивается на гребне большого бугра плечевой кости, на ее большом и малом буграх (рис. 167) и на коракоидном отростке лопатки. Из двух описанных мышц широчайшая мышца спины оканчивается на плечевой кости более дистально. Поэтому при выдвижении конечности вперед, перед фазой передней опоры, ее пучки особенно сильно растягиваются, что способствует наиболее эффективному использованию ее силы в фазе опоры. Из сказанного ясно, почему у гепарда из двух мышц, наиболее выгодно расположенных для протягивания туловища между конечностями, большее развитие имеет широчайшая мышца спины: ее вес составляет 13.5% веса мышц передних конечностей, а у других кошек — от 7.2 до 11.6% (табл. 19).

Вес m. endopectoralis у гепарда составляет 10.4%, у других кошек — от 6.8 до 9.7%, а у снежного барса — даже 10.6% (табл. 19). Интересно отметить, что у снежного барса при увеличенном весе m. endopectoralis относительный вес второй основной мышцы, протягивающей туловище между конечностями (m. latissimus dorsi), даже ниже, чем у других кошек. Если же взять сумму весов этих двух мышц у кошек, то образуется следующий ряд: у гепарда — 23.9% веса мышц передних конечностей, у леопарда — 21.1%, у пумы 20.3, у ягуара — 19.8, у барса — 19.4, у льва — 19.1, у пантеры — 18.2 и у камышового кота — 14.0%.

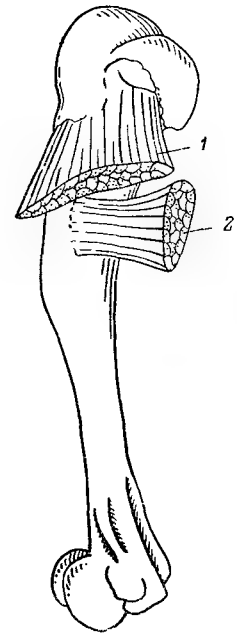


Рис. 167. Окончание на плечевой кости леопарда (*Felis pardus*) m. endopectoralis (*1*), m. latissimus dorsi (*2*).

В подготовительном периоде фазы опоры передними конечностями происходит замедленное сгибание плечевого и локтевого суставов, обеспечивающих одно из звеньев амортизации толчка, возникающего в момент приземления на передние конечности. В разгонный же период разгибание этих суставов вместе с активным сгибанием спины обеспечивает перекрещенный полет. Уступающее напряжение разгибателей плечевого и локтевого суставов в подготовительном периоде и активное их сокращение в разгонном периоде делает постоянной сильную нагрузку на них на протяжении всей фазы передней опоры. Естественно ожидать сильного развития этих мышц у гепарда в связи со специализацией в беге.

К собственно разгибателям плечевого сустава относятся предостная (m. supraspinatus) и заостная (m. infraspinatus) мышцы, к разгибателям локтевого сустава — головки трехглавой мышцы плеча (m triceps brachii). Почти одновременное разгибание плечевого и локтевого суставов приводит к тому, что из разгибателей последнего наиболее выгодно расположена длинная головка трехглавой мышцы плеча (m. anconeus longus). Поэтому у гепарда заметно усиливается длинная головка трехглавой мышцы плеча, составляющая 10.5% веса мышц передних конечностей, в то время как у других кошек она достигает лишь 6.6—9.2%. Однако длинная головка трехглавой мышцы может работать как разгибатель локтевого сустава только при условии одновременного напряжения разгибателей плечевого сустава. Поэтому предостная и заостная мышцы в сумме у гепарда силь-

Таблица 19

Относительный вес мышц передних конечностей у *Felidae* и *Canidae* (в % к сумме весов мышц передних конечностей)

Мышцы	*Acinonyx jubatus*	*Felis pardus*	*Felis pantera*	*Felis uncia*	*Felis onza*	*Felis concolor*	*Felis leo*	*Felis lynx*	*Felis chaus*	*Nyctereutes procyonoides*	*Vulpes vulpes*	*Canis lupus*	*Lycaon pictus*
m. brachiocephalicus[1]	4.3	9.4	7.3	5.6	8.3	7.8	8.5	6.8	5.7	6.6	6.3	5.2	4.7
m. acromiotrapezius	1.2	1.5	1.6	1.2	1.7	2.0	1.4	1.3	0.7	1.9	1.1	1.3	1.1
m. spinotrapezius	1.3	1.4	1.7	1.7	1.7	1.3	1.3	1.4	1.3	2.1	1.2	1.5	1.6
m. rhomboideus[2]	3.0	2.9	2.0	2.9	2.7	3.0	2.7	2.6	2.9	3.4	2.9	2.8	2.7
m. rhomboideus capitis	0.4	0.7	0.6	0.6	0.9	0.5	0.8	0.4	0.4	0.5	0.3	0.3	0.4
m. latissimus dorsi	13.5	11.6	11.1	8.8	10.2	10.4	9.9	10.1	7.2	9.2	8.6	10.5	10.8
m. sternomastoideus	1.2	1.2	2.8	2.1	1.2	1.7	0.9	1.3	2.7	2.4	1.2	2.9	2.4
m. ectopectoralis	5.0	6.5	7.2	4.2	6.4	4.4	6.0	13.5	4.4	3.4	3.8	4.4	3.4
m. endopectoralis	10.4	9.5	7.1	10.6	9.6	9.7	8.2		6.8	8.2	8.6	10.4	10.9
m. serratus ventralis	8.5	7.8	5.7	9.0	7.9	7.4	7.5	7.2	8.7	11.4	9.0	9.4	8.4
m. omotransversarius	1.2	0.9	1.1	0.8	1.3	0.8	1.0	1.0	1.5	1.9	1.3	2.0	1.8
m. deltoideus[3]	2.5	1.8	2.6	1.6	1.8	2.1	2.0	2.3	1.7	1.8	2.0	2.5	2.2
m. supraspinatus	6.2	5.3	5.2	5.9	4.5	5.6	6.0	6.1	7.3	6.9	6.6	6.3	8.7
m. infraspinatus	5.1	3.4	5.9	4.7	3.3	4.3	4.3	4.8	3.0	3.9	4.8	4.4	5.1
m. subscapularis	4.9	4.0	4.1	4.3	4.4	5.0	4.5	5.1	6.4	3.9	3.8	4.1	4.4

Таблица 19 (*продолжение*)

Мышцы	*Acinonyx jubatus*	*Felis pardus*	*Felis pantera*	*Felis uncia*	*Felis onza*	*Felis concolor*	*Felis leo*	*Felis lynx*	*Felis chaus*	*Nyctereutes procyonoides*	*Vulpes vulpes*	*Canis lupus*	*Lycaon pictus*
m. teres major	3.5	2.5	2.7	2.4	2.7	3.5	3.2	4.0	2.3	1.7	2.5	1.8	2.6
m. teres minor	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.3	0.2	0.1	0.1	0.3
m. coracobrachialis	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.3	0.3
m. anconeus longus	10.5	7.0	7.0	7.4	6.6	9.0	9.1	9.2	8.8	9.1	10.9	10.3	9.9
m. anconeus lateralis	3.5	3.1	3.6	4.0	2.3	2.9	3.4	3.6	3.7	3.0	} 7.4	3.4	2.7
m. anconeus medialis[4]	1.8	3.2	3.5	3.3	3.1	2.6	2.2	3.4	4.1	4.0		3.5	4.8
m. biceps brachii	2.8	2.6	3.0	2.8	3.4	2.6	2.9	2.5	3.8	1.9	2.1	2.1	2.0
m. brachialis	0.8	1.2	1.3	1.1	1.7	1.4	1.4	1.4	1.3	1.4	1.0	1.5	1.3
m. brachioradialis	—	0.6	0.9	0.6	0.7	0.5	0.3	0.2	—	0.1	—	—	—
m. pronator teres	0.4	0.7	0.8	0.8	1.1	1.0	0.9	0.8	0.7	0.4	0.3	0.3	0.2
m. supinator	0.1	0.2	0.3	0.1	0.5	0.3	0.4	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1
m. ext. carpi radialis[5]	0.9	1.4	1.7	1.3	2.0	1.6	1.4	1.4	2.4	1.6	1.5	1.4	1.4
m. ext. digitorum[6]	0.7	1.1	1.2	1.5	1.6	1.1	1.3	1.7	1.9	0.9	1.0	1.1	0.8
m. abd. pollicis longus	0.2	0.5	0.7	1.0	0.7	0.7	0.7	0.3	0.7	0.5	0.5	0.2	0.2
m. ext. carpi ulnaris	0.4	0.7	0.7	0.9	0.7	0.7	0.9	0.6	1.0	1.0	—	0.5	0.7
m. fl. carpi ulnaris	0.7	1.2	1.2	1.5	1.6	1.0	1.4	1.2	1.2	1.2	0.9	0.2	0.2
m. fl. carpi radialis	0.2	0.3	0.5	0.5	0.7	0.3	0.5	0.4	0.6	0.3	0.3	0.4	0.5
m. fl. digitorum sublimis	0.8	1.0	1.0	1.4	1.3	—	1.2	1.1	0.9	1.0	1.1	0.9	0.8
m. fl. digitorum profundus	2.6	3.2	3.2	3.9	3.0	3.5	3.5	3.4	4.9	2.8	2.8	2.6	2.3

[1] m. m. clavotrapezius + clavomastoideus + clavodeltoideus.
[2] m. m. rhomboideus thoracalis + rhomboideus cervicalis.
[3] m. m. spinodeltoideus + acromiodeltoideus.
[4] m. m. anconeus medialis + dorsoepitrochlearis + epitrochleoanconeus.
[5] m. m. ext. carpi radialis longus + brevis.
[6] m. m. ext. digitorum communis + ext. digitorum lateralis + ext. pollicis longus.

нее, чем у остальных кошек, составляя 11.3% веса мышц передних конечностей при 7.8—11.1% у других кошек.

Кроме отмеченных некоторых особенностей в строении и развитии мышц передних конечностей гепарда, связанных со специализацией в быстром беге, следует отметить еще особенности, связанные со способом ловли жертвы. Гепарды обычно, настигая добычу, сбивают ее с ног и после этого загрызают. Все остальные кошки хватают жертву когтями и, если она

Рис. 168. Момент схватывания козла снежным барсом.

крупная, то подтягиваются к ней (рис. 168) и загрызают ее, а если мелкая, то просто умерщвляют когтями. При схватывании жертвы когтями большая нагрузка ложится на глубокий сгибатель пальцев, конечные сухожилия которого оканчиваются на когтевых фалангах. Вес глубокого сгибателя пальцев у гепарда составляет всего 2.6%, а у других кошек — от 3.2 до 4.9% веса мышц передних конечностей (табл. 19). Подтягивание к жертве совершается у кошек в основном за счет сгибания локтевого сустава. В сумме сгибатели локтевого сустава: m. biceps brachii, m. brachialis, m. pronator teres, m. supinator et m. brachioradialis составляют у гепарда 4.1% веса мышц передних конечностей, а у остальных кошек — от 5.1 до 7.4%.

Приспособление к бегу у собак

Мышцы конечностей изучались только у четырех представителей семейства собачьих (табл. 18, 19): енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*), лисицы (*Vulpes vulpes*), волка (*Canis lupus*) и гиеновой собаки (*Lycaon pictus*). Скелет исследован у большего числа форм (табл. 20).

Хотя мы и не берем данных анализа мышц домашних собак,[7] однако подчеркнем следующее: топография и весовые их соотношения очень близки к таковым у диких собак. Этим объясняется, что мы анализировали механику движения скелета домашней собаки,[8] а не волка,

[7] Данные по мышцам домашних собак нами не берутся в связи с тем, что, работая с ними, можно встретиться с доместикационными изменениями, которые вряд ли удалось бы правильно объяснить.

[8] Работа по анализу движений собаки и морфологии гиеновой собаки проведена совместно с дипломанткой М. Ф. Жуковой.

киносъемка которого, к сожалению, была проведена под неудачным углом. Съемки волка велись под углом 20—25° сверху и для восстановления деталей истинного движения скелета оказались малопригодными.

Из исследованных собак наименее специализирована в беге енотовидная собака, кормом которой служат мелкие позвоночные и ряд беспозвоночных, а также плоды и ягоды. Удача охоты енотовидной собаки скорее зависит от способности учуять и разыскать затаившееся в зарослях молодое, раненое, отдыхающее или мелкое животное, чем от скорости бега. Спасаясь от врагов, енотовидная собака скорее должна запутать их, скрываясь в зарослях кустарника, тростника и в других глухих участках, чем убежать от них. Скорость ее бега такова, что даже человек может ее догнать (наблюдения И. М. Фокина, устное сообщение). Лисицы в основном питаются мелкими грызунами, однако способность к быстрому бегу для них необходима при спасении от врагов, хотя нередко она оказывает ей также большую услугу при ловле быстробегающей жертвы (зайцы и др.). Выносливый и быстрый бег для волков и гиеновой собаки может считаться одним из основных направлений специализации (подробнее см. выше, стр. 184). Таким образом, из исследованных представителей семейства собак наименее специализирована в быстром беге енотовидная собака, а уровень специализации в беге у волка, гиеновой собаки и в несколько меньшей степени у лисицы можно считать более или менее равным.

Сопоставляя относительные размеры сегментов скелета конечностей у собак (табл. 20), видим, что у шакала по сравнению с волком и у енотовидной собаки по сравнению с другими собаками относительные размеры конечностей сокращены. Особенно сильно уменьшены дистальные сегменты — ступня и кисть. Из табл. 20 видно, что приспособление к быстрому бегу у собак приводит к удлинению конечностей, в особенности их дистальных сегментов.

Таблица 20

Изменение относительных размеров сегментов скелета конечностей (в % к сумме длин поясничного и грудного отделов позвоночного столба) у представителей сем. *Canidae* в связи со специализацией в беге

Вид	Относительные размеры сегментов								Степень специализации в беге
	бедро (а)	голень (б)	стопа (в)	Сумма (а+б+в)	Плечо (г)	Предплечье (д)	Кисть (е)	Сумма (г+д+е)	
Lycaon pictus	45.0	46.5	43.5	135	—	—	—	—	Высокоспециализированные.
Canis lupus	44.0	46.0	44.0	134	41	49	32	122	
C. aureus	42.0	43.0	42.0	127	38	43	30	101	Менее специализированный.
Vulpes vulpes	43.0	47.0	42.0	132	40	46	32	118	Специализированные.
V. corsac	42.0	47.0	51.0	140	40	46	32	118	
Nyctereutes procyonoides	41.0	41.0	38.0	120	36	38	27	101	Малоспециализированный.

Съемки домашней собаки (короткошерстный пойнтер) проводились со скоростью 120 кадр./сек. Для анализа работы мышц и хода изменений углов в суставах задней конечности врисовывался скелет в 10 кадров фазы опоры задней конечности (через один), при длительности всей фазы 1/6 сек. На контуры скелета нанесены крайние точки прикрепления всех двухсуставных мышц, а также m. semimembranosus anterior, которая у собаки оканчивается на бедренной кости. Съемки енотовидной собаки

были проведены со скоростью 230 кадр./сек. При такой скорости на фазу опоры (рис. 169) приходилось 43 кадра. Для анализа движения скелета он врисовывался через три на четвертый кадр. Волна и интенсивность разгибания суставов задней конечности у собаки и енотовидной собаки заметно различаются. В фазе опоры у собаки (рис. 170) разгибается тазобедренный сустав, а коленный и голеностопный вначале сгибаются, а потом тоже разгибаются. У енотовидной собаки во всех суставах задней конечности наблюдается сгибание с последующим разгибанием. Разгибание оказывается особенно интенсивным к концу фазы опоры, причем интенсивность разгибания повышается от тазобедренного к коленному, а от коленного к голеностопному суставу.

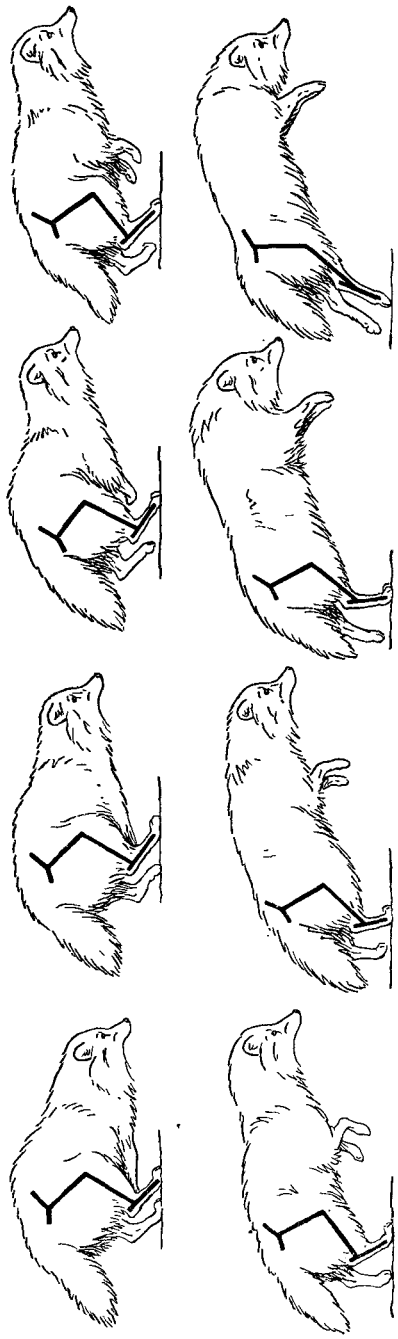


Рис. 169. Движение скелета задних конечностей енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) в фазе опоры перед прыжком.

В целом можно отметить, что последовательность включения суставов в разгибание и их сравнительная интенсивность близки у собаки при галопе и у кошки при прыжке (рис. 170 и 154, *Б*). Схож и размах движения в суставах задней конечности у собаки и кошки, который одновременно довольно сильно отличается от такового у копытных.

Несмотря на сходство сгибательно-разгибательных движений в суставах задней конечности во время фазы опоры кошки и собаки, работа мышц их заметно различается. Это отличие объясняется существенными различиями в строении мышц кошек и собак. Так, у кошек задняя порция m. biceps femoris posticus к концу фазы опоры удлиняется. Она улучшает условия работы передней порции, действуя на нее как растяжка. У собак задняя порция двуглавой мышцы бедра к концу фазы опоры не растягивается. Так, если рассмотреть график (рис. 171) без учета влияния растяжки, оказывается, что каудальные пучки m. biceps femoris posticus сокращаются до самого конца фазы опоры. Таким образом, если у кошек растяжение задних пучков двуглавой мышцы связано с их прикреплением дистально по голени, то у собак из-за проксимального их прикрепления на голени она не растягивается (рис. 171).

Очень проксимальное окончание стройной мышцы приводит к тому, что в фазе опоры передние и задние ее пучки работают в противоположных

направлениях, тогда как у кошки их работа очень схожа (ср. рис. 171 и 158, *Д*, *Е*). Передние пучки стройной мышцы фактически действуют на задние как растяжка. Последняя функция особенно сильно выражена у портняжной мышцы. Растяжение ее пучков на протяжении всей фазы опоры оказывает подтягивающее действие на стройную мышцу, на сухожилии которой эти пучки и оканчиваются (рис. 171, 172).

Остальные длинные заднебедренные мышцы, подобно m. semimembranosus anterior (рис. 173) и m. adductor у собаки, на всем протяжении фазы опоры сокращаются. Несмотря на отмеченные различия в работе m. biceps femoris и m. gracilis кошки и собаки, основные функциональные взаимоотношения всех мышц задних конечностей имеют и много общего, что объясняется сходным типом изменения углов суставов конечностей на протяжении фазы опоры. Сходство работы в суставах приводит к выгоде расположения коротких заднебедренных мышц, наблюдается анало-

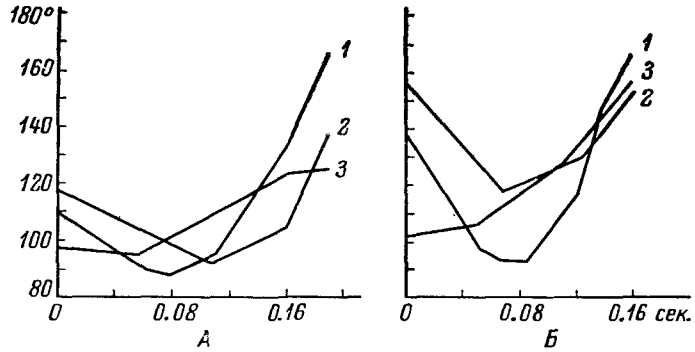


Рис. 170. Изменения углов в суставах задней конечности на протяжении фазы опоры во время галопа псовых.

А — енотовидная собака; *Б* — пойнтер; *1* — голеностопный; *2* — коленный; *3* — тазобедренный суставы. *По оси абсцисс* — время в сек.; *по оси ординат* — величина углов в градусах.

гичная взаимосвязь в работе мышц коленного и голеностопного суставов и т. д. В связи с этим много общего наблюдается и в изменениях мускулатуры при специализации в беге у кошек и собак. Как у гепарда по сравнению с другими кошками, так и у волка, у гиеновой собаки и лисицы по сравнению с енотовидной собакой наблюдается усиление разгибателей тазобедренного сустава. Из них более всего развивается группа коротких заднебедренных мышц, в особенности наиболее выгодно расположенная группа аддукторов. Так, вес всех разгибателей тазобедренного сустава у енотовидной собаки составляет 49.8% веса мышц задних конечностей, причем аддукторы бедра составляют из них 8.9%, в то время как у лисицы соответственно — 52.0 и 11.3%, у волка — 52.5 и 12.1%, а у гиеновой собаки — 50.6 и 11.7%. Развитие аддукторов, кроме действия на тазобедренный сустав, оказывает косвенное влияние на разгибание коленного сустава, а разгибание коленного сустава автоматически передается на разгибание голеностопного. Поэтому у собак, как и у кошек, специализация в беге приводит не к усилению, а, может быть, даже к ослаблению этих двух групп мышц. Так, разгибатели коленного сустава у енотовидной собаки составляют 14.2%, а у волка и лисицы — 13.3 и 13.9% веса мышц задних конечностей (табл. 18). Икроножные же мышцы у енотовидной собаки составляют 7.1% веса мышц задних конечностей, а у гиеновой собаки — 3.1, у волка — 3.3 и лисицы — 4.4%. У собак аналогично кошкам при специализации в беге происходит и усиление разгибателей спины (m. sacrospinalis), сумма весов которых составляет

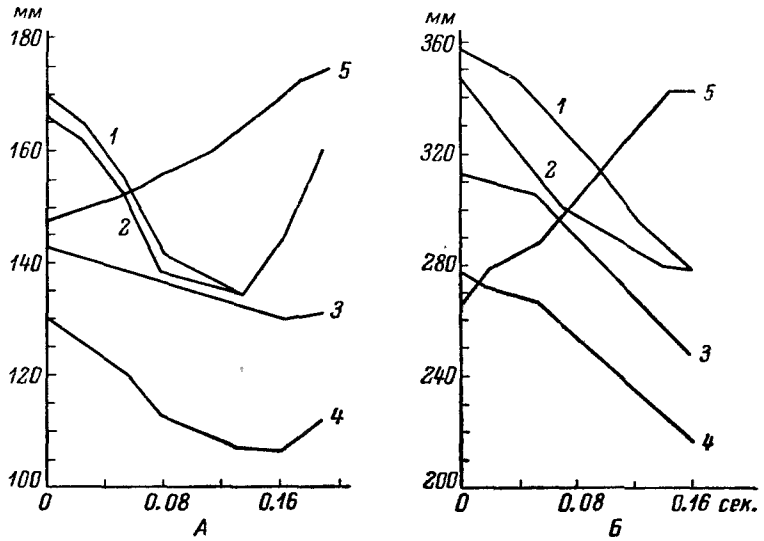


Рис. 171. Изменение длин мышц задней конечности на протяжении фазы опоры при галопе енотовидной собаки (*А*) и пойнтера (*Б*).

1, 2 — задний край m. biceps femoris posterior: *1* — с сухожильной оттяжкой, *2* — без сухожильной оттяжки; *3* — m. biceps femoris posterior, передний край; *4* — m. gracilis, задний край; *5* — m. sartorius. *По оси абсцисс* — время в сек.; *по оси ординат* — длина в мм.

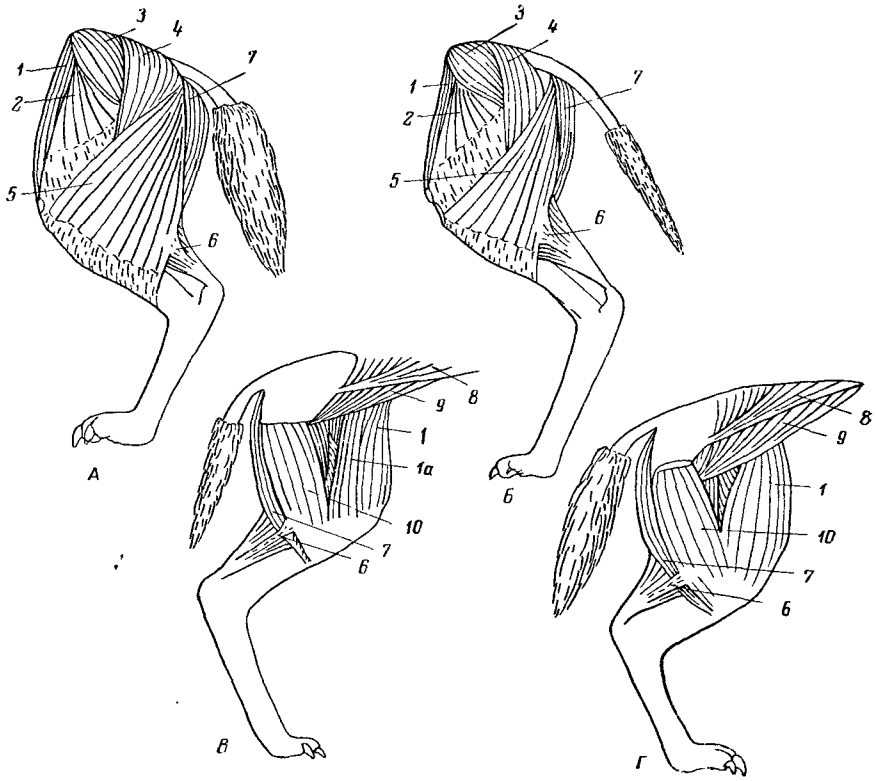


Рис. 172. Мышцы задней конечности собак.

А, Г — енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*); *Б, В* — гиеновая собака (*Procyon pictus*); *А, Б* — вид с латеральной стороны; *В, Г* — вид с медиальной стороны; *1* — m. sartorius; *2* — m. tensor fasciae latae; *3, 4* — m. gluteus: *3* — medius, *4* — superficialis; *5* — m. biceps femoris; *6* — сухожильная оттяжка к m. gastrocnemius; *7* — m. semitendinosus; *8* — m. psoas minor; *9* — m. iliopsoas; *10* — m. gracilis.

у волка 19.0% веса мышц передних и задних конечностей, у гиеновой собаки — 17.3%, а у енотовидной собаки — всего 15.0% (табл. 18).

В фазе передней опоры у собак, так же как и у кошек, наиболее нагружены разгибатели локтевого и плечевого суставов и мышцы, протягивающие туловище между конечностями. Однако если у кошек и собак можно видеть сходство в развитии разгибателей локтевого сустава, связанное со специализацией в беге, то в развитии разгибателей плечевого

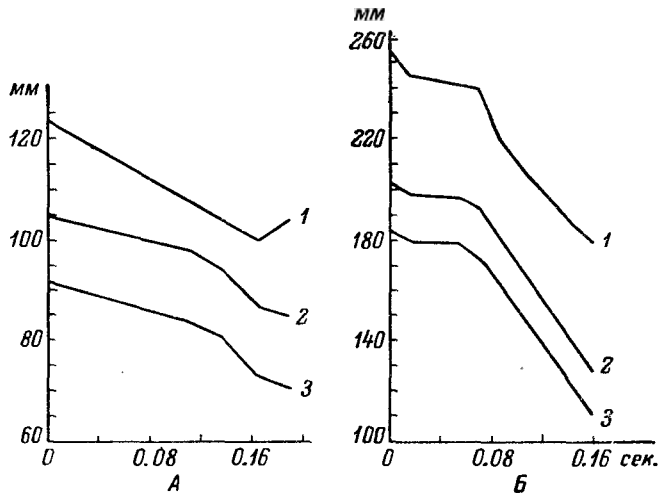


Рис. 173. Изменение длины мышц задней конечности на протяжении фазы опоры енотовидной собаки (*А*) и пойнтера (*Б*).

1, *2* — m. semimembranosus: *1* — posterior, *2* — anterior; *3* — m. adductor. На осях то же, что на рис. 171.

сустава и мышц, протягивающих туловище между конечностями, такой аналогии нет. Как у гепарда по сравнению с кошками, так и у волка и лисицы по сравнению с енотовидной собакой длинная головка трехглавой мышцы плеча оказывается усиленной в связи со специализацией в беге (табл. 19). Если у гепарда из мышц, протягивающих туловище между конечностями, особенно усиливается широчайшая мышца спины, как расположенная наиболее выгодно, то у собак в связи с отсутствием реберных пучков оказывается более выгодно расположенной глубокая грудная мышца, которая и оказывается более развитой у волка и лисицы по сравнению с енотовидной собакой (табл. 19). В противоположность гепарду у волка и лисицы разгибатели плечевого сустава не более развиты, чем у енотовидной собаки.

Приспособление к бегу у медведей

Как говорилось выше (стр. 189), для медведей характерно первично не связанное с бегом усиление передних конечностей, послужившее предпосылкой к их дальнейшему использованию и при беге. Применение передних конечностей при лазанье (бируанг, в меньшей степени черный медведь), переворачивание камней (бурый медведь, в меньшей степени черный медведь), выкапывание корней и клубней (черный и бурый медведи) было первопричиной их усиления. Лишь потом их сила стала использоваться и в стадии передней опоры во время галопа. Этот особый путь специализации и привел медведей к выработке специфического способа бега, во время которого толчок передних конечностей оказывается не менее важным, чем толчок задних конечностей.

Из трех исследованных медведей (бируанг — *Ursus malajensis*, черный медведь — *Ursus tibetanus* и бурый медведь — *Ursus arctos*) наименее специализирован в беге бируанг, а наиболее — бурый медведь. Это находит

Таблица 21

Относительный вес мышц задних конечностей у *Mustelidae* и *Ursidae* (в % к сумме весов мышц передних и задних конечностей)

Мышцы	*Mustela putorius*	*Mustela eversmanni*	*Mustela nivalis*	*Vormela peregusna*	*Martes foina*	*Gulo gulo*	*Mellivora indica*	*Lutra lutra*	*Enhydra lutris*	*Ursus malajensis*	*Ursus tibetanus*	*Ursus arctos*
m. gluteus medius	2.1	1.9	1.6	0.9	1.9	3.1	3.3	2.3	4.0	2.5	2.5	2.4
m. gluteus minimus [1]	0.2	0.4	0.2	0.1	0.5	0.3	0.2	0.5	0.3	0.5	0.4	0.6
Ягодичные	2.3	2.3	1.8	1.0	2.4	3.4	3.5	2.8	4.3	3.0	2.9	3.0
m. quadratus femoris	0.2	0.2	0.1	0.1	0.4	0.3	0.2	0.3	0.4	0.2	0.3	0.3
m. pectineus	0.3	0.1	0.3	0.2	0.4	0.5	0.7	0.4	0.5	0.6	0.5	0.5
m. adductor	2.9	2.9	2.2	3.0	4.4	4.8	3.4	2.9	2.8	2.9	4.1	4.5
m. semimembranosus anticus	3.0	2.3	3.2	3.4	4.0	2.0	2.2	3.2	3.1	1.5	3.7	3.2
Короткие заднебедренные	6.4	5.5	5.8	6.7	9.2	7.6	6.5	6.8	6.8	5.2	8.6	8.5
m. biceps femoris	4.7	5.6	6.3	4.1	4.7	4.0	3.7	2.9	5.3	4.4	5.1	6.2
m. semitendinosus	3.0	3.0	1.1	1.4	2.8	2.2	1.1	1.5	2.0	1.4	1.0	0.7
m. semimembranosus posticus	1.2	1.9	1.9	1.5	2.0	1.1	1.1	2.0	1.1	1.5	3.4	1.5
m. gracilis	1.6	1.7	2.2	2.0	2.1	2.1	0.8	1.5	1.3	2.5	2.4	2.4
Длинные заднебедренные	10.5	12.2	11.5	9.0	11.6	9.4	6.7	7.9	9.7	9.8	11.9	10.8
Разгибатели тазобедренного сустава	19.2	20.0	19.1	16.7	23.2	20.4	16.7	17.5	20.8	18.0	23.4	22.3
m. vastus lateralis	2.7	1.9	2.2	2.4		3.4	3.8	2.3	2.3	—	—	4.5
m. vastus medialis [2]	1.2	0.8	0.7	0.7		1.3	1.2	1.0	0.9	—	—	1.5
Разгибатели коленного сустава	3.9	2.7	2.9	3.1	4.8	4.7	5.0	3.3	3.2	2.9	3.8	6.0
m. gastrocnemius	3.5	3.9	4.0	3.1	4.6	2.1	2.6	3.5	4.2	1.7	1.8	2.0
m. psoas minor	0.5	0.4	0.2	0.3	0.5	0.7	0.4	0.6	1.3	0.4	0.8	1.0
m. iliopsoas	1.6	2.3	1.8	1.1	1.2	1.1	1.2	1.0	3.0	2.0	1.5	1.7

Таблица 21 (*продолжение*)

Мышцы	*Mustela putorius*	*Mustela eversmanni*	*Mustela nivalis*	*Vormela peregusna*	*Martes foina*	*Gulo gulo*	*Mellivora indica*	*Lutra lutra*	*Enhydra lutris*	*Ursus malajensis*	*Ursus tibetanus*	*Ursus arctos*
m. gluteus superficialis	0.9	1.1	1.6	0.5	1.2	0.8	1.2	1.0	4.0	1.4	2.2	1.5
m. tensor fascia latae	0.5	0.5	—	0.4	0.9	0.8	0.5	0.5	—	0.5	—	1.2
m. sartorius	2.1	2.3	1.9	1.8	2.2	2.7	2.1	1.4	2.9	2.8	2.9	2.3
m. obturator	0.7	0.6	0.7	0.4	1.1	1.5	0.9	0.7	1.1	1.0	1.3	1.0
m. gemelli	0.3	0.1	0.3	0.2	0.1	0.6	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1
m. popliteus	0.3	0.3	0.4	0.2	0.4	0.3	0.2	0.3	0.4	0.3	0.3	0.2
m. rectus femoris	2.1	2.2	2.0	2.0	3.1	2.2	2.0	1.7	1.4	1.4	1.9	2.0
m. plantaris	1.1	1.2	1.0	1.3	1.5	1.5	0.7	1.2	1.3	0.8	0.8	1.4
m. tibialis anterior	1.4	1.3	1.4	1.0	2.1	1.2	1.0	1.4	1.3	0.5	0.5	0.4
m. ext. digitorum [3]	0.7	0.7	1.6	0.7	0.7	0.6	0.5	0.6	1.0	0.6	0.5	0.7
m. fl. digitorum [4]	1.9	1.6	1.5	1.5	1.8	1.5	1.2	1.4	1.3	1.1	1.1	1.4
m. peroneus [5]	0.7	0.7	0.5	0.7	0.9	0.6	0.6	0.7	1.1	0.6	0.5	0.4
Задняя конечность	41.5	42.1	39.4	35.4	50.8	43.0	37.6	36.7	48.6	35.4	43.2	45.7
m. sacrospinalis	25.0	23.6	—	19.5	—	13.8	—	21.0	36.2	—	—	10.1

[1] m. m. gluteus minimus + piriformis.
[2] m. m. vastus medialis + intermedius.
[3] m. m. ext. digitorum longus + ext. hallucis longus.
[4] m. m. fl. digitorum longus + fl. hallucis longus + tibialis posterior.
[5] m. m. peroneus longus + brevis + digiti quinti.

Таблица 22

Относительный вес мышц передних конечностей у *Mustelidae* и *Ursidae* (в % к сумме весов мышц передних и задних конечностей)

Мышцы	*Mustela putorius*	*Mustela eversmanni*	*Mustela nivalis*	*Vormela peregusna*	*Martes foina*	*Gulo gulo*	*Mellivora indica*	*Lutra lutra*	*Enhydra lutris*	*Ursus malajensis*	*Ursus tibetanus*	*Ursus arctos*
m. brachiocephalicus [1]	9.9	11.1	7.5	7.1	3.9	4.8	5.4	8.3	4.0	5.2	4.9	2.9
m. spinotrapezius	1.1	1.7	1.0	2.3	0.8	1.2	1.9	1.2	1.3	1.0	1.1	1.0
m. acromiotrapezius	0.9	2.2	1.6	1.5	1.0	1.0	1.2	1.5	1.3	1.3	1.1	0.9
m. rhomboideus [2]	1.4	1.6	1.4	1.8	1.2	1.3	—	1.5	1.2	1.5	1.6	1.8

[1] m. m. clavotrapezius + clavomastoideus + clavodeltoideus.
[2] m. m. rhomboideus cervicalis + rhomboideus thoracalis.

Таблица 22 (*продолжение*)

Мышцы	*Mustela putorius*	*Mustela eversmanni*	*Mustela nivalis*	*Vormela peregusna*	*Martes foina*	*Gulo gulo*	*Mellivora indica*	*Lutra lutra*	*Enhydra lutris*	*Ursus malajensis*	*Ursus tibetanus*	*Ursos arctos*
m. rhomboideus capitis	0.6	0.8	0.8	1.0	0.4	0.6	1.1	1.1	0.5	0.5	—	0.3
m. latissimus dorsi	4.5	3.7	5.8	6.8	4.0	5.5	8.0	6.5	7.0	6.1	6.2	5.0
m. sternomastoideus	0.7	0.8	2.4	3.5	1.1	1.2	1.7	1.8	1.8	2.6	2.1	1.2
m. endopectoralis	5.6	4.4	} 9.8	6.0	4.1	2.9	2.9	5.8	3.1	3.0	2.0	1.6
m. ectopectoralis	2.7	3.3		3.7	2.4	2.2	2.8	3.7	3.4	4.4	4.7	5.4
m. serratus ventralis	5.1	5.4	4.4	6.4	4.4	4.0	4.0	5.7	5.5	4.6	4.2	5.0
m. omotransversarius	2.4	3.1	2.0	2.5	1.1	1.3	1.4	2.3	1.4	1.0	1.3	1.2
m. deltoideus	0.5	0.3	0.4	0.4	0.8	1.2	1.2	0.9	0.6	2.0	2.0	1.9
m. supraspinatus	2.5	1.9	2.1	2.0	1.9	2.4	2.5	2.4	2.9	2.3	1.7	1.8
m. infraspinatus	1.0	0.9	1.1	1.1	1.1	1.8	2.1	1.0	1.4	1.9	1.5	1.6
m. subscapularis	2.1	1.6	2.1	1.7	2.6	2.8	2.3	3.1	3.6	3.1	2.9	2.4
m. teres major	0.6	0.6	0.8	0.5	0.6	0.7	1.0	0.8	0.8	1.2	1.1	0.8
m. teres minor	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2
m. coracobrachialis	—	—	0.1	—	0.1	0.2	0.1	0.6	—	0.5	0.4	0.4
m. anconeus longus[3]	3.0	3.0	2.9	2.6+1.7	3.0	3.7	3.4+2.2	3.5	2.1	3.8	3.2	4.6
m. anconeus lateralis	2.5	1.5	2.0	1.8	1.8	2.8	3.2	1.6	1.1	1.6	1.5	2.3
m. anconeus medialis[4]	2.6	2.5	2.8	1.0	3.3	2.9	1.3	2.6	1.6	2.4	1.7	1.6
m. biceps brachii	0.9	0.8	0.9	0.7	1.1	1.4	0.9	0.8	0.8	1.9	1.6	1.4
m. brachialis	0.8	0.7	1.0	0.6	0.8	0.8	0.9	0.6	0.6	1.6	1.1	1.0
m. brachioradialis	0.3	0.4	1.1	0.6	0.3	0.5	0.8	1.1	0.5	0.7	1.2	0.2
m. pronator teres	0.4	0.2	0.7	0.4	0.5	0.7	0.7	0.5	0.3	0.8	0.7	0.6
m. supinator	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.5	0.3	0.2
m. ext. carpi radialis[5]	0.8	0.8	1.2	1.0	0.8	0.9	0.7	0.9	0.6	0.8	0.4	0.5
m. ext. digitorum[6]	0.6	0.6	0.5	0.7	0.6	0.8	1.0	0.4	0.7	1.1	0.7	0.8
m. abd. pollicis longus	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.4	0.3	0.2	0.6	0.4	0.4
m. ext. carpi ulnaris	0.4	0.4	0.4	0.4	0.5	0.7	0.5	0.4	0.2	0.6	0.4	0.5
m. fl. carpi ulnaris	1.0	1.1	0.7	0.8	0.5	1.7	0.9	0.8	0.5	0.9	0.9	0.9
m. fl. carpi radialis	0.2	0.2	0.1	0.2	0.3	0.3	0.1	0.2	0.2	0.4	0.3	0.4
m. palmaris longus	0.7	1.0	0.5	0.7	0.6	1.1	0.8	1.0	0.2	—	0.5	0.7
m. fl. digitorum sublimis	—	0.1	1.0	0.1	0.6	0.1	0.1	0.1	0.6	0.7	0.4	0.1
m. fl. digitorum profundus	2.0	2.4	1.3	2.3	1.7	2.6	3.6	1.6	1.0	3.5	2.6	2.5
Передняя конечность	58.5	60.7	60.6	64.9	49.5	57.0	62.1	63.6	51.4	62.6	56.7	54.1

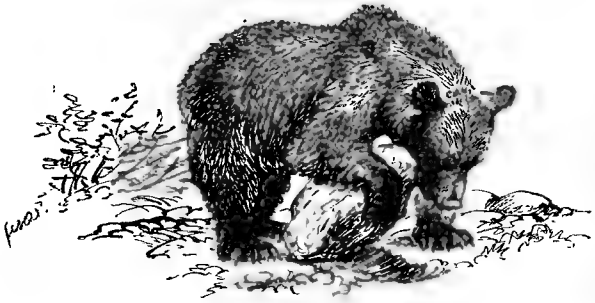
[3] m. m. anconeus longus + dorsoepitrochlearis pars scapularis.
[4] m. m. anconeus medialis + epitrochleoanconeus + dorsoepitrochlearis.
[5] m. m. ext. carpi radialis longus + brevis.
[6] m. m. ext. digitorum communis + lateralis.

свое отражение в относительном развитии мышц конечностей. Так, вес мышц передних конечностей бурого медведя составляет только 54% веса мышц его передних и задних конечностей, у черного медведя — 57%, а у бируанга — 63% (табл. 21). Таким образом, приспособление к бегу ведет ко все большему развитию у медведей значения задних конечностей. Сохранение более мощных передних конечностей по сравнению с задними даже у бурого медведя свидетельствует скорее всего об общей малой специализации в беге всех медведей.

Характерные повадки отдельных форм медведей могут объяснить особенности строения их органов движения. Бируанги очень медлительны, хорошо лазают по деревьям, нередко висят на мощно развитых крючкообразных когтях вниз спиною и в таком положении обрывают листья и плоды. Висят они на полусогнутых конечностях, зацепившись за ветку когтями. При этом вес головы оттягивает шею в дорзальную сторону, тогда как обычно голова оттягивает шею в противоположном направлении. Висение вниз спиной накладывает характерный отпечаток на облик всего зверя. У бируанга сильно укорочена шея, он передвигается как бы сгорбившись, это приводит к тому, что голова располагается почти между конечностями. Если измерить расстояние от центра тяжести головы и шеи до I грудного позвонка, то наименьшим оно будет у бируанга, что предотвращает откидывание головы при висении.

Переворачивание камней в поисках разных беспозвоночных и запасов, собранных грызунами (рис. 174, *А*), выкапывание корней и клубней связано с большой нагрузкой на мышцы, сгибающие кисть. Рытье и лазанье сопровождается также увеличением нагрузки на сгибатели пальцев, особенно на глубокий сгибатель пальцев, оканчивающийся на когтевых фалангах. Переворачивание же камней, а также обламывание ветвей (рис. 174, *Б*) сопровождается усилением всех сгибателей кисти, в том числе и пальцев. О силе бурого медведя можно судить по ряду наблюдений. Например, собирая абрикосы, бурые медведи, с трудом лазающие по деревьям, обламывают их ветви толщиной 20—25 см; при этом они обычно держатся за ствол дерева тремя лапами и одной притягивают к себе ветвь (рис. 174, *Б*). Поднятие камней, обламывание ветвей, лазанье по деревьям приводят к значительному увеличению нагрузок на мышцы, подтягивающие конечности к туловищу, в стадии же передней опоры особенно нагруженными оказываются мышцы, протягивающие туловище между конечностями. Все характерные привычки медведей приводят, кроме того, к значительной нагрузке и на сгибатели локтевого сустава. Таким образом, следует ожидать у медведей следующих особенностей: усиления глубокого сгибателя пальцев и сгибателей кисти, притом в основном первого у бируанга и всех у бурого и черного медведей; усиления сгибателей локтевого сустава и, наконец, мышц, притягивающих плечо к туловищу. У бируанга, кроме того, нужно ожидать усиления мышц, тянущих голову в вентральную сторону (т. е. вверх, когда он висит вниз спиной). У кошек, как говорилось выше (стр. 218), в связи с приспособлением к схватыванию добычи когтями (рис. 168) усиливается глубокий сгибатель пальцев. Поэтому неудивительно, что если у гепардов и собак вес глубокого сгибателя пальцев составляет 1.2—1.3% веса мышц передних и задних конечностей, то у настоящих кошек — 1.6—2.6% (табл. 19), у бурого медведя — 2.5%, у черного — 2.6, а у бируанга — даже 3.5% (табл. 22). Аналогично изменяются и сгибатели локтевого сустава: у собак и гепарда они составляют 1.3—1.9%, у кошек — 2.0—2.9, у бурого медведя — 2.6, у черного медведя — 3.9, а у бируанга — 4.1% веса мышц передних и задних конечностей. Усиление всех сгибателей кисти, за исключением глубокого сгибателя пальцев, характерно также для кошек и медведей. Так, у гепарда вес сгибателей кисти без глубо-

кого сгибателя пальцев составляет 0.7%, у волка — 1.0, у остальных кошек — 1.3—2.0 (табл. 19), у бируанга — 2.0, а у черного и бурого медведей — 2.1% веса мышц передних и задних конечностей (табл. 22). Усиление мышц, протягивающих туловище между конечностями, у собак и кошек связано с приспособлением к бегу, кроме того, у кошек — с подтягиванием туловища к жертве (рис. 168). Подвешивание на когтях, обламывание ветвей, поднятие тяжестей при переворачивании коряг и камней (рис. 174) требуют усилий совсем в ином направлении, так как в этом случае нужно подтягивание конечности к туловищу, а не протягивание туловища между конечностями. Эти два разных направления взаимодействия передних конечностей и туловища должно в первую очередь отразиться на строении грудных мышц. M. endopectoralis (рис. 175) у медведей начинается на мечевидном отростке грудной кости и на последних реберных хрящах истинных ребер, оканчивается на большом и малом



А

Б

Рис. 174. Некоторые приемы добывания пищи медведем (*Ursus arctos*).

А — переворачивание камней; *Б* — отламывание ветвей.

буграх плечевой кости и на коракоидном отростке лопатки. Расположена она очень удобно для протягивания туловища между конечностями, но не может оказывать почти никакого влияния на притягивание конечности к туловищу. M. ectopectoralis, начинающийся на рукоятке грудины и первых нескольких сегментах грудной кости и оканчивающийся на гребне большого бугра плечевой кости, наоборот, не может принимать почти никакого участия в протягивании туловища между конечностями, но зато вследствие поперечного к длине туловища расположения волокон он функционирует как мускул, притягивающий конечности к туловищу. Естественно, что у медведей должен специально усиливаться m. ectopectoralis, а у кошек и собак, в особенности у приспособившихся к быстрому бегу, — m. endopectoralis. У медведей вес наружной грудной мышцы составляет от 4.4 до 5.4% веса мышц передних и задних конечностей, а глубокой грудной — только 0.9—2.1%. У собак вес наружной грудной мышцы составляет 1.7—2.3%, у кошек — 1.5—3.6, а глубокой грудной у собак — 4.3—5.9, у кошек — 3.5—6.0% веса мышц передних и задних конечностей (табл. 22).

Как видно из приведенных выше данных, у медведей имеется ряд особенностей в строении органов движения, однако эти особенности возникли не вследствие специализации в беге. Усиленное развитие перед-

них конечностей, связанное с приспособлением к специфическому образу жизни медведей, приводит и к увеличению их нагрузки при беге. Так, если при небыстром легком латеральном галопе у собаки (скорость бега приблизительно 25 км/час) приходится на стадию задней опоры 1/5 сек., то на переднюю опору — 1/8 сек., а на свободный полет (перекрещенный и растянутый) — 1/15. При ускорении легкого латерального галопа до 35 км/час на заднюю опору приходится 7 кадров (съемка 64 кадр./сек.), на переднюю опору — 6 кадров, а на свободный полет — 11 кадров. Аналогичное распределение времени опоры можно увидеть и у лошади при замедленном галопе, у которой задние конечности находятся на земле также значительно дольше, чем передние. При замедленном же галопе медведя на заднюю опору приходится 36 кадров (съемки 120 кадр./сек.), а на переднюю — уже 42 кадра.

При галопе медведей толчок передними конечностями, также как и у других хищников, осуществляется за счет разгибания локтевого и плечевого суставов и протягивания туловища между конечностями. Сильное выдвижение плечевой кости вперед и почти вертикальная постановка ее в самом начале стадии опоры делает возможным включать на протягивание туловища между конечностями наружную грудную мышцу (рис. 176), сильно развитую у медведей в связи с особенностями их образа жизни. Кроме того, вертикальная постановка плеча в начальный момент стадии опоры делает удобным для протягивания туловища между конечностями положение широчайшей мышцы спины (рис. 176) (см. выше при разборе аналогичного действия этой мышцы у гепарда). Поэтому неудивительно ее заметное развитие у медведей. Это становится особенно понятным, если учесть, что и при притягивании плечевой кости к туловищу ее расположение оказывается довольно выгодным, поскольку эта мышца имеет большой рычаг приложения силы. Вес широчайшей мышцы спины у медведей составляет 5.0—6.2% веса мышц передних и задних конечностей, а у кошек и собак — от 3.7 до 6.6%. Наконец, следует отметить, что и у медведей разгибатели локтевого сустава также начинают усиливаться, причем относительный вес трехглавой мышцы плеча возрастает по мере увеличения специализации в беге, составляя у бурого медведя 7.8%, у черного медведя — 6.9%, у бируанга — 6.1% веса мышц передних и задних конечностей (табл. 22). Наиболее выгодно расположенная длинная головка трехглавой мышцы плеча у бурого медведя незначительно слабее, чем у лисицы, волка и гепарда (рис. 177) — наиболее специализированных бегунов из исследованных кошек и собак.

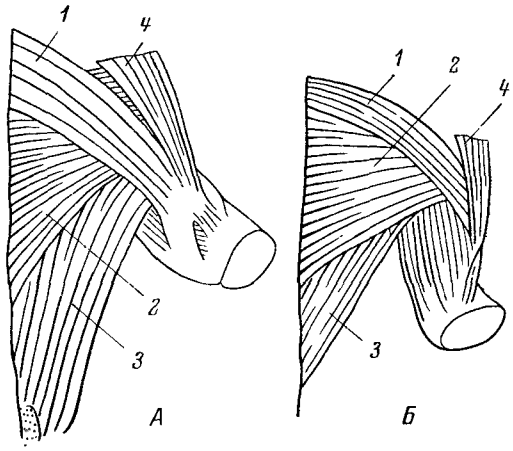


Рис. 175. Грудные мышцы леопарда (*Felis pardus*, *А*) и медведя (*Ursus arctos*, *Б*).

1, *2* — m. ectopectoralis: *1* — pars cranialis, *2* — pars caudalis; *3* — m. endopectoralis; *4* — m. clavodeltoideus.

Наконец, следует упомянуть еще об одной особенности строения мышц переднего пояса бируанга. Удержание головы при висении вниз спиной отчасти производится за счет напряжения грудино-сосцевидной мышцы, вес которой у бируанга составляет 2.6% веса мышц передних и задних конечностей, у черного медведя — 2.3%, а у кошек, собак и бурого медведя — от 0.6 до 1.6%.

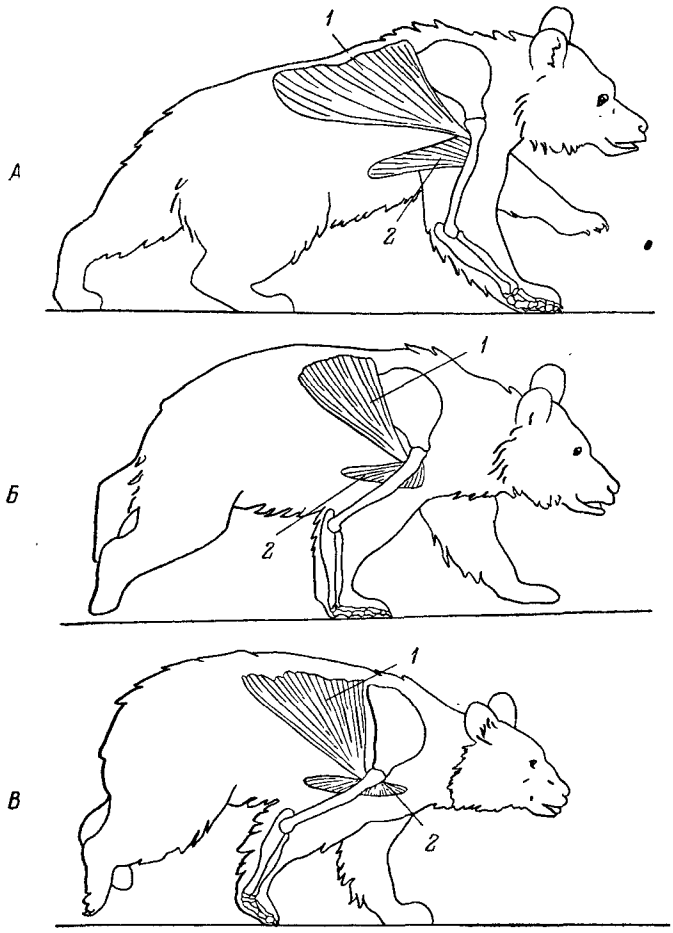


Рис. 176. Схема действия широчайшей мышцы спины (*1*) и грудных мышц (*2*) у медведя в фазе опоры на передние конечности.

А — начало; *Б* — середина; *В* — конец фазы опоры.

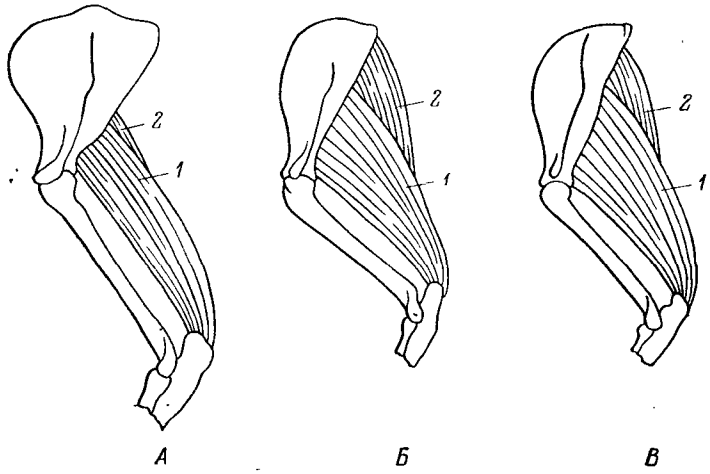


Рис. 177. Схема прикрепления длинной головки трехглавой мышцы плеча на лопатке медведя (*Ursus arctos*, *А*), волка (*Canis lupus*, *Б*) и гепарда (*Acinonyx jubatus*, *В*).

1, *2* — m. anconeus longus: *1* — основная часть, *2* — проксимальные пучки.

Приспособление к бегу у куньих

Семейство куньих представляет особый интерес для функциональной морфологии, так как в этой небольшой группе млекопитающих, близких в систематическом отношении, наблюдаются чрезвычайно разные направления специализации (преследование добычи в норах, рытье, лазанье, плаванье, наземное преследование крупных зверей). Дело будущих специальных исследований разрешить вопрос о характерных направлениях изменения органов движения в пределах этого семейства, задачей же этого раздела является выяснение влияния первичного для куньих образа жизни (преследование жертвы в норах) на тип механики их движения при беге и соответствующие приспособительные изменения скелета и мышц.

Как уже говорилось (стр. 185), приспособление к преследованию добычи в норах приводит к увеличению подвижности позвоночного столба, сгибательно-разгибательные движения которого сообщают ускорение туловищу и при наземном движении. Сгибание и разгибание спины наилучшим образом совершается при одновременном отталкивании или упоре конечностей, поэтому у куньих выработался парный галоп, при котором как отталкивание задними конечностями, так и приземление на передние конечности происходит попарно. Особенности движения куньих ясно видны при исследовании следов. У собак и кошек при галопе следы задних конечностей располагаются заметно впереди следов передних конечностей (рис. 178), а у куниц они группируются так, что след от впереди лежащей передней конечности обычно находится между следами задних конечностей (рис. 179). Иногда у куниц следы расположены попарно, однако и в этом случае они сгруппированы по четыре с большим расстоянием между ними. Таким образом, в противоположность собакам и кошкам, у которых растянутая и перекрещенная стадии полета примерно равны, у куниц всегда растянутая стадия полета значительно длиннее перекрещенной. Только при очень заметном уменьшении скорости галопа у куниц и растянутая стадия полета сокращается так, что нивелируется разница между этими двумя стадиями полета. Интересно отметить, что у собак и кошек тоже может наблюдаться сближение следов всех четырех конечностей. У кошек это наблюдается во время прыжков при преследовании добычи, а у собак — во время перепрыгивания через препятствия. Таким образом, у них сближение следов зависит от увеличения крутизны полета. У куниц же сближение следов связано с удлиненным телом, а траектория их полета пологая. Так, если у кошки прыжок на 170 см совершается под углом 40—42°, то у куницы — не более 25° (рис. 153 и 180).

Сильное разгибание позвоночного столба (рис. 148, 149) во время фазы опоры задних конечностей дает ускорение туловищу, обеспечивающее растянутый полет. То, что задние конечности приземляются близко от передних, позволяет предполагать, что сгибание позвоночного столба в фазе опоры передних конечностей вызывается инерцией движения тела животного, а не активным действием мышц, вследствие чего пропульсивный толчок они сообщать телу не могут. Исходя из этого предположения, естественно ожидать у куньих усиления разгибателей позвоночного столба и малого изменения мощности его сгибателей. Дальнейшее возрастание значения вертикальных изгибов позвоночного столба при продвижении животного вперед наблюдается у специализированного в плавании калана — *Enhydra lutris* (Гамбарян и Карапетян, 1961). При плавании движения как вверх (разгибания позвоночного столба), так и вниз (его сгибания) являются пропульсивными. Поэтому нужно ожидать у калана не только дальнейшего усиления разгибателей позвоночного столба, но и одновременного усиления его сгибателей. И действительно, у исследован-

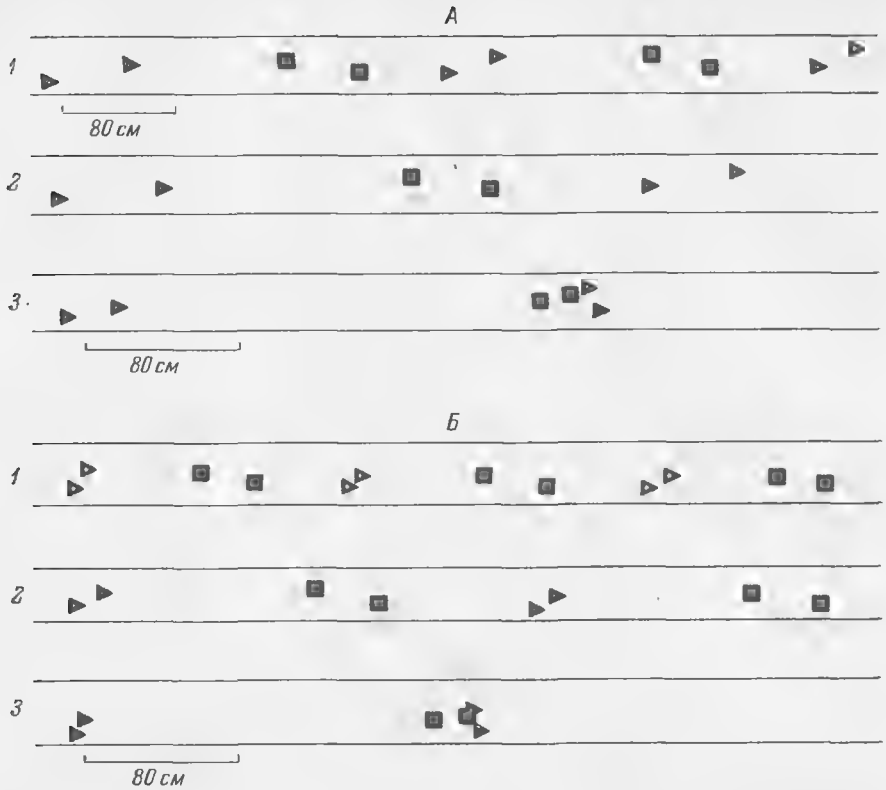


Рис. 178. Схема следовой дорожки собаки (*А*) и кошки (*Б*) при галопе и прыжках.

1 — медленный, *2* — быстрый галоп, *3* — прыжок через препятствие на 170 см. *Треугольники* — следы задних, *квадраты* — передних конечностей.

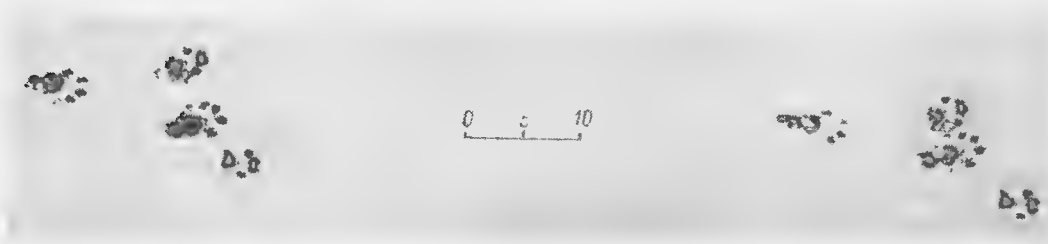


Рис. 179. Следы каменной куницы (*Martes foina*) при скорости 18 км/час. Фото Р. Г. Рухкяна.

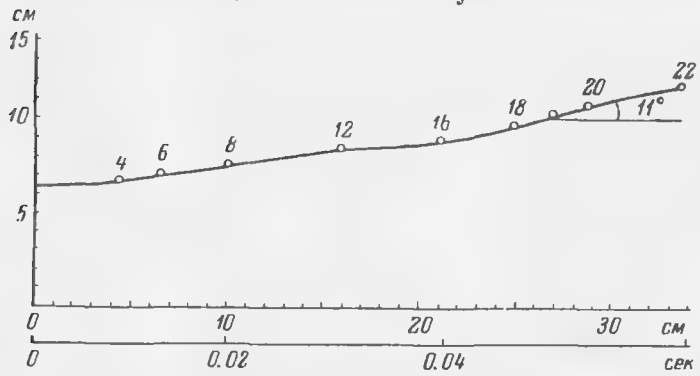


Рис. 180. Кинематика перемещения центра тяжести каменной куницы в фазе опоры перед прыжком на 160 см.

Цифры на кривой — номера кадров, в которых определялся центр тяжести. Обозначен угол вылета центра тяжести (11°). *По осям абсцисс* — время в сек. и длина в см; *по оси ординат* — высота в см.

ных куньих вес разгибателей позвоночного столба (m. sacrospinalis) оказывается выше, чем у других хищников. Так, m. sacrospinalis у *Mustela putorius* составляет 25.0% веса мышц передних и задних конечностей, у *Martes zibellina* — 25.3%, а у *Enhydra lutris* — даже 36.2%, тогда как у собак относительный вес его колеблется от 15.0 до 19.0%, а у кошек — от 10.2 до 20.8% (табл. 18). Только у высокоспециализированного в стремительном беге гепарда относительный вес m. sacrospinalis приближается к таковому куньих, составляя 23.8% веса мышц передних и задних конечностей. Наряду с этим куньи мало отличаются по степени развития сгибателей спины (m. iliopsoas и m. psoas minor) от других хищников. Сумма весов этих мышц у них составляет 1.4—2.4% веса мышц передних и задних конечностей, в то время как у собак и кошек — от 2.2 до 2.6%, а у гепарда — даже 4.3%. У калана же вес их достигает 4.4%.

Кроме отмеченной особенности в строении разгибателей позвоночного столба, первичное для куньих приспособление к преследованию добычи в норах привело к заметному сокращению длины их конечностей. Так, сумма длин сегментов скелета задних конечностей у рода *Vormela* и *Mustela* составляет 70.0—75.0% длины поясничного и грудного отделов позвоночника, а передних конечностей — 58.0—62.0%; у рода *Martes* соответственно — 80.0—85.0% и 65.0—70.0%. Приспособление к преследованию наземных крупных животных приводит к удлинению сегментов скелета конечностей. Так, у *Gulo gulo* длина сегментов задних конечностей составляет 120.0%, а передних — 102.0% длины поясничного и грудного отделов позвоночного столба.

ПУТИ И ПРИЧИНЫ ПЕРЕСТРОЙКИ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ У ХИЩНИКОВ

Рассмотренные в этой главе основные направления приспособления к бегу у хищных млекопитающих позволили наметить ряд специфических механизмов наземного передвижения, обусловленных избирательностью питания и особенностями способов добывания пищи. Наивысшие достижения специализации в быстром беге выработались в группах, приспособившихся к ловле крупных животных (кошки, собаки). Однако и для представителей этих групп немалое значение имеют всевозможные приемы, позволяющие хищнику завладеть жертвой без быстрого бега (подкарауливание, скрадывание и т. д.).

У гепардов, аналогично другим кошкам, охота начинается со скрадывания жертвы, последний же прыжок заменяется спринтерским бегом на короткое расстояние. Волкам и другим собакам, среди жертв которых немалое значение имеют крупные быстро бегающие млекопитающие, более свойственно длительное преследование, а не стремительный бег. Поэтому специализация в беге у кошек называется «стремительной формой бега», а у собак — «выносливой формой бега».

Куньи, первично преследовавшие добычу в норах, выработали в связи с этим большую подвижность позвоночного столба. Поэтому и при наземном беге резкое разгибание спины обеспечивает основной толчок, приводящий к появлению растянутой стадии полета. Сгибается спина в фазе передней опоры почти полностью за счет инерционных сил.

Медведи, добывающие очень разнообразный корм, в поисках его приспосабливаются к лазанью по деревьям, переворачиванию камней и обломков деревьев, обламыванию толстых ветвей и другим приемам, требующим развития большой силы передних конечностей. Усиленные передние конечности медведей и при беге обеспечивают мощный толчок, увеличивающий перекрещенную стадию полета.

Фактически эти две группы млекопитающих мало приспособлены к бегу. Однако и среди них имеются более или менее специализированные в беге

формы. Оказалось, что у более специализированных в беге форм среди куньих и среди медведей при галопе нагрузка на задние конечности прогрессивно увеличивается.

Таким образом, скорость наземного движения обеспечивается у кошек и собак сильным толчком задних конечностей и в несколько меньшей степени передних конечностей. Общей же скорости способствуют также и разгибательные движения спины, т. е. им свойствен дорзомобильный дилокомоторный способ бега с двумя формами специализации: в стремительном и в выносливом беге. У медведей большое значение имеет толчок передних конечностей, а у куньих — разгибание спины, однако по мере приспособления к бегу и они все более тяготеют к способу бега, характерному для собак и кошек.

Вертикальная подвижность позвоночного столба, характерная при этом способе и типах бега, приводит к соответствующей его перестройке. Остистые отростки сужаются к верхушке, вместо надостистой связки возникает система межостистых сухожильных образований, мало ограничивающих движение между соседними позвонками. Суставные отростки не образуют никаких замков, характерных для копытных. Поперечнореберные отростки направлены косо вперед и вниз, и их верхушки не соединяются у них межпоперечной связкой. Особое значение подвижности позвоночника для куньих приводит к сильному сокращению у них остистых и поперечнореберных отростков, замене межостистых связок межостистыми мышцами и т. д.

То, что сгибание и разгибание спины играет существенную роль в локомоторном цикле кошек и собак, приводит к усилению основных сгибателей (m. iliopsoas, m. psoas minor, m. quadratus lumborum) и разгибателей (m. sacrospinalis). У куньих особое значение при беге приобретает разгибание спины, поэтому у них еще в большей степени, чем у специализированных в беге кошек (гепарды), развиваются разгибатели позвоночного столба.

В результате специализации в беге у кошек и собак происходит не только некоторое удлинение сегментов конечностей, но и усиление наиболее важных групп мышц, обеспечивающих быстроту и силу передней и задней опоры. В цикле бега у кошек и собак диапазон удлинения и сокращения длинных заднебедренных мышц очень велик из-за большого размаха сгибательно-разгибательных движений в коленном и тазобедренном суставах. Поэтому им не выгодно возникновение перистой структуры m. biceps femoris, характерной для копытных, появление которой возможно лишь при малых диапазонах сокращения мышцы. Усиленное развитие короткой заднебедренной группы мышц при специализации в беге собак и кошек, вероятно, тоже связано со спецификой сгибательно-разгибательных движений в тазобедренном и коленном суставах. Косвенное влияние коротких заднебедренных мышц на разгибание коленного сустава, а разгибание последнего на разгибание голеностопного сустава приводит при специализации в беге у кошек и собак к некоторому ослаблению бедренных головок четырехглавой и икроножной мышц.

Большой размах вертикальных перемещений туловища по отношению к передним конечностям несколько затруднился бы при развитии зубчатой вентральной мышцы. Вероятно, поэтому при специализации в беге у кошек и собак в противоположность копытным происходит ослабление этой мышцы. Вертикальная постановка плечевой кости при приземлении у кошек делает особенно выгодным развитие m. latissimus dorsi и m. endopectoralis, протягивающих туловище между конечностями. Вот почему эти две мышцы при специализации в беге у кошек и собак развиты сильно. Для специализированных в беге кошек и собак характерно также сильное развитие разгибателей плечевого и локтевого суставов. Особое усиление

претерпевает у них m. anconeus longus при относительно сокращенном олекраноне, что обеспечивает одновременно и сильное и быстрое движение в фазе опоры.

У медведей работа передних конечностей с большой нагрузкой, не связанной с бегом, приводит к сильному развитию m. ectopectoralis, который у кошек и собак как раз ослабляется. Сила сокращения этой мышцы у медведя используется и в фазе передней опоры при галопе.

В целом исследование путей специализации в наземном передвижении у некоторых хищников позволило разобраться в характерных приемах охоты, свойственных предкам отдельных групп, т. е. представить себе первичную дивергенцию хищников. В дальнейшем же филогенезе этих групп выработанные в связи с первичной дивергенцией типы движения отражались на направлении изменения их скелета и мышц даже при вторичном сближении приемов охоты представителей отдельных групп хищников.

Глава седьмая

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К БЕГУ У ЗАЙЦЕОБРАЗНЫХ

МЕХАНИКА БЕГА

Среди зайцеобразных [1] имеются слабоспециализированные и высокоспециализированные бегуны, чем определяется особый интерес к этой группе млекопитающих в связи с анализом своеобразного пути приспособления к бегу. Однако биомеханического анализа бега зайцеобразных до сих пор не проводилось. Имеющиеся в литературе сведения (Camp and Borell, 1937; Bohman, 1939; Дондогин, 1950; Гуреев, 1964, и др.) или крайне скудны, или просто неверны. Первые четыре автора, исследуя

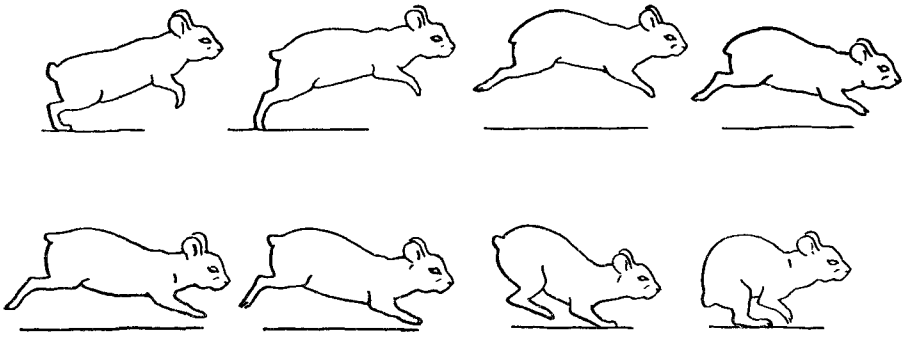


Рис. 181. Галоп пищухи (*Ochotona alpina*).

морфологию зайцеобразных (особенно подробно Ц. Дондогин), связывали ее с глубиной специализации отдельных представителей в беге, но они мало внимания уделяли технике самого бега. А. А. Гуреев пытается описать бег зайцеобразных и даже приводит последовательные позы в цикле бега (Гуреев, 1964, рис. 5). Однако как описание бега, так и кадры приведенного этим автором рисунка, к сожалению, имеют очень отдаленное сходство с действительностью.

Из сказанного ясно, что в первую очередь было необходимо разобраться в механике бега зайцеобразных. Исследование кинокадров галопа пищух (*Ochotona alpina*, рис. 181) и дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*, рис. 182) позволяет отметить, с одной стороны, некоторые общие особенности движения, присущие всем этим формам, и с другой — ряд специфических особенностей, отличающих бег пищух от бега зайцев и кроликов. Пищухи при перепрыгивании с камня на камень обычно приземляются на перед-

[1] В связи с тем, что приспособительные изменения органов движения зайцеобразных являются темой специального исследования Е. А. Клебановой, Р. С. Поляковой и А. С. Соколова, я привожу лишь некоторые самые общие соображения, касающиеся приспособления к бегу среди представителей этой группы млекопитающих.

ние конечности, на самый край камня. Все тело их после приземления вначале опускается вниз, затем вместе с резким активным сгибанием спины приподнимается так, что задние конечности ставятся на этот же край камня (рис. 181). Таким образом, у пищух можно различать растянутую стадию полета, наступающую после отталкивания задними конечностями, и стадию приземления на передние конечности. Второй стадии полета — перекрещенного — у них фактически не бывает. При медленных перебежках пищухи способны переходить на рысь и некоторые другие симметричные аллюры. При беге у зайцев и кроликов наблюдается типичный галоп с фазами опоры задними конечностями, передними конечно-

Рис. 182. Отдельные стадии во время галопа дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*). Фото Г. П. Гамбаряна.

А — опора на задние конечности; *Б* — растянутый полет; *В* — опора на передние конечности: *Г* — перекрещенный полет.

стями и стадиями растянутого и перекрещенного полета (рис. 182). В фазе опоры передними конечностями происходит резкое сгибание спины, обеспечивающее ускорение, необходимое для перекрещенного полета.[2] В фазе же опоры задними конечностями спина резко разгибается, что способствует увеличению скорости движения. Таким образом, резкое сгибание спины одинаково характерно для зайцев и пищух. У пищух это движение обеспечивает приподнимание тела до уровня плоскости очередного камня, а у зайцев и кроликов — перекрещенную стадию полета.

По всей видимости, общие предки всех зайцеобразных были по строению близки к верхнепалеоценовым *Eurymylus*. Очень вероятно, что эти зверьки обитали, подобно современным пищухам, в россыпях камней. Вероятность такого образа жизни предков зайцеобразных основывается на следующем.

Для всех современных зайцеобразных характерен типичный полупарный галоп. Как указывалось выше, полупарный галоп характерен и для кошек. У последних он выработался как приспособление к одному или нескольким прыжкам при ловле жертвы. Точно рассчитанный прыжок

[2] При работе сгибателей спины сила толчка передается передними конечностями.

в этом случае лучше всего обслуживается одновременным толчком обеих задних конечностей. Для длительного бега более экономичен перемежающийся галоп, который становится характерным для всех собак, копытных и даже гепарда, предки которого, как и остальные кошки, пользовались полупарным галопом. Сохранение полупарного галопа даже у высокоспециализированных бегунов — зайцеобразных — свидетельствует о том, что их предкам были необходимы точно рассчитанные прыжки. Скоростным асимметричным аллюром предков всех групп млекопитающих был примитивный рикошетирующий прыжок. Если какая-либо из ветвей млекопитающих, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, осваивает как основное местообитание россыпи камней, то их первичный аллюр оказывается невыгодным. При перепрыгивании с камня на камень занос задних конечностей вперед после фазы задней опоры во время примитивного рикошетирующего прыжка был бы пропорциональным расстоянию между камнями. При этом во время больших прыжков приземление совершалось бы на задние конечности, а малых — на передние. Естественно, такое различие в способах приземления нарушало бы точность оценки расстояния, необходимую при перепрыгивании с камня на камень. Поэтому обитание в россыпях камней должно было привести к торможению перемещения задних конечностей вплоть до момента приземления зверька на передние конечности. В противоположность веткам деревьев, за которые можно цепляться, подтягивая туловище передними конечностями, камни нередко бывают плоскими, а при сырости к тому же и скользкими. Поэтому животному, попавшему передними лапами на край камня, выгоднее приподымать все туловище прямо вверх, а подтягивание туловища и задних лап к камню проводить не за счет активного подтягивания передними конечностями, а за счет сгибания позвоночного столба. При вторичном переходе к бегу на открытых пространствах такой тип работы конечностей и позвоночного столба приводит к галопу, во время которого перекрещенный полет вместо активного переднего толчка обеспечивается в основном резким сгибанием спины. Работа передних конечностей на активный толчок, характерная для копытных и хищников, приводила к тому, что задние и передние конечности почти в равной степени участвовали в локомоторном цикле. У зайцеобразных же появляется сильно выраженная дифференциация работы передних и задних конечностей: передние в основном работают на амортизацию толчков во время приземления, а задние и спина — на придание необходимого ускорения центру тяжести. Пожалуй, еще одним аргументом в пользу первичного обитания зайцеобразных в россыпях камней может служить характерный для них полупарный галоп.[3] При перепрыгивании с камня на камень животное перед каждым прыжком останавливается, проделывая прыжок с места. Естественно, при этом толчок производится одновременно двумя задними конечностями, т. е. осваивается полупарный галоп. Сохранение такого типа движения при вторичном переходе к бегу в открытых пространствах может свидетельствовать о длительном периоде обитания предков зайцеобразных в россыпях камней. Таким образом, дифференциация роли передних и задних конечностей, активная роль сгибания спины при беге, а также освоение полупарного галопа находят свое

---

[3] Не следует абсолютизировать полупарность галопа зайцев. Нередко по следам можно заметить, что передний край задней лапы расположен на уровне середины, реже заднего края следа другой лапы. У хищников и копытных, передвигающихся латеральным и диагональным галопом, все следы расположены в одну продольную линию, и отличие их следовой дорожки от следовой дорожки зайцев столь велико (ср. рис. 76, 178 и 183), что фактически предпочтение полупарного галопа зайцами не вызывает сомнения.

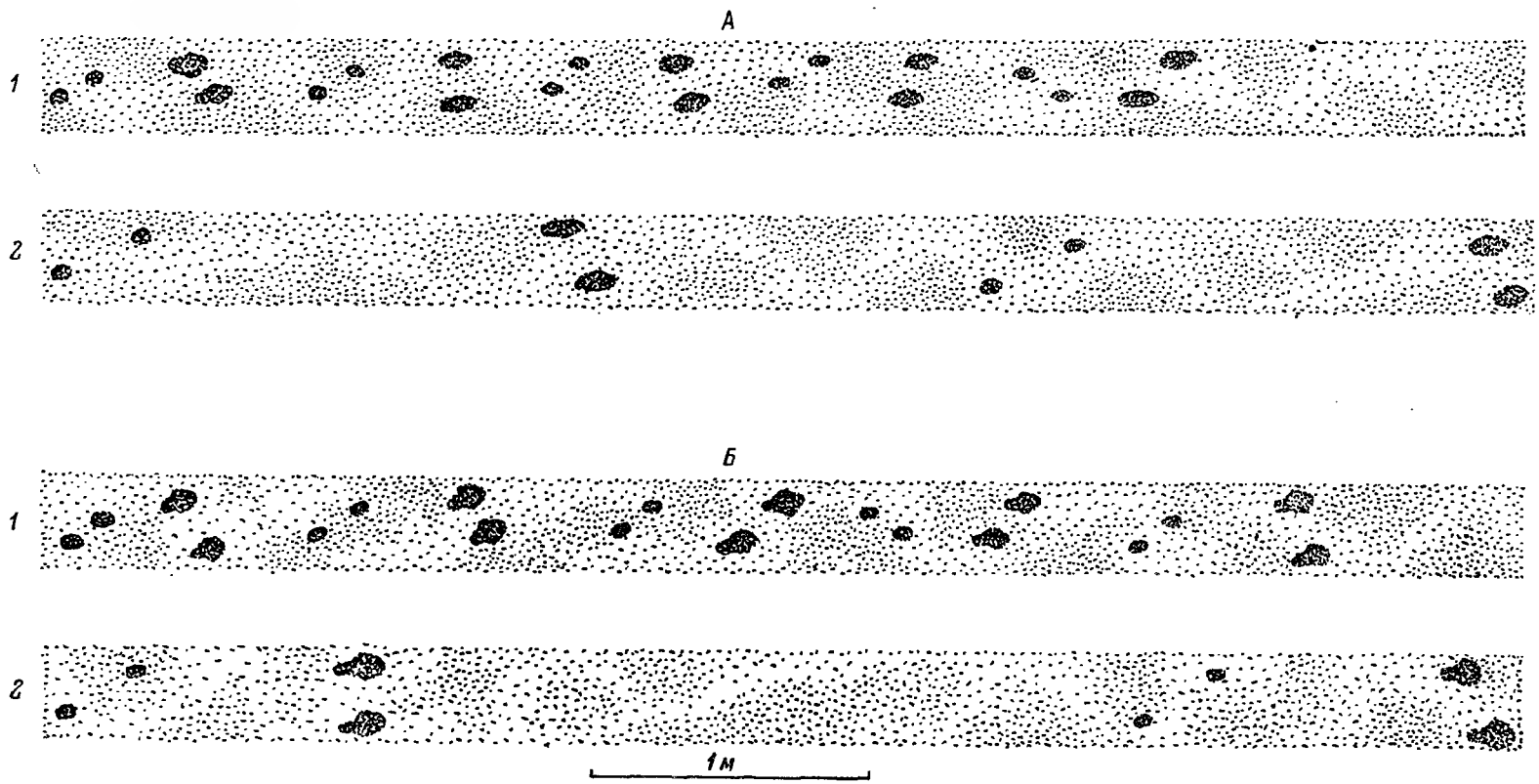


Рис. 183. Схема следовой дорожки русака (*Lepus europaeus*, *А*) и беляка (*Lepus timidus*, *Б*).

1 — медленный, *2* — быстрый галоп.

объяснение в первичном обитании предков зайцеобразных в россыпях камней.

Отмеченная выше общность механики движения зайцеобразных позволяет объединить тип их бега общим термином дорзомобильный металокомоторный способ бега, который охватывает всю группу, хотя для отдельных ее представителей можно обнаружить и специфические особенности в механике бега. Различие в беге между пищухами и собственно зайцами выражается в типе работы передних конечностей, которые у зайцев играют роль амортизаторов, а у пищух активно подталкивают туловище вверх после приземления на камень. В группе собственно зайцев тоже намечаются различия в механике движения, связанные с глубиной специализации в беге и освоением разных местообитаний. Так, беляк и маньчжурский заяц предпочитают лесные местообитания, а русак и толай населяют более открытые пространства. Кролики роют сложные норы и вместо длительного бега совершают обычно лишь перебежки от одного убежища к другому. Разница в беге русака и беляка хорошо улавливается при изучении их следов. Измерение отдельных фаз цикла галопа на следах у русака показало, что стадия растянутого полета (измеряется от следов задних конечностей до следов передних конечностей) у них почти равна длине стадии перекрещенного полета (измеряется от следов передних конечностей до следов задних конечностей). При ускорении бега обе эти стадии полета у русака возрастают почти в равной степени, и даже стадия перекрещенного полета нередко может оказаться более длинной, чем растянутая. У беляка стадия растянутого полета всегда больше перекрещенной. Кроме того, при увеличении скорости бега стадия растянутого полета удлиняется в большей степени, чем перекрещенного, что делает еще более рельефной разницу в типе следов беляка и русака (рис. 183). Так, у русака при медленном беге стадии растянутого и перекрещенного полета примерно равны 0.9—0.95 м, а при ускорении движения стадия растянутого полета увеличивается до 1.4—1.6 м, а перекрещенного — до 1.8—2.0 м. У беляка же при медленном беге стадия растянутого полета равна в среднем 0.8—0.9 м, а перекрещенного — 0.6—0.7 м. При ускорении движения стадия растянутого полета возрастает у него до 1.8—2.1 м, а перекрещенного — до 0.8—0.9 м. Такое различие в типе следов беляка и русака аналогично различию в следах копытных (см. главу IV). Лесным формам копытных, как и беляку, свойственна бо́льшая стадия растянутого полета, а жителям открытых пространств, подобно русаку, — равенство стадий растянутого и перекрещенного полета. Как и у копытных, эти различия в длинах стадий полета, по всей вероятности, связаны с крутизной траектории прыжка при беге. Как уже вычислялось для копытных, у жителей открытых пространств угол вылета центра тяжести заметно меньше, чем у жителей лесов. Если высчитывая угол вылета центра тяжести у русака и беляка по формуле

$$\sin 2\alpha = \frac{gl}{v^2},$$

длину прыжка l принять равной расстоянию от следов задних до следов передних конечностей, а v взять равным максимальным скоростям бега, зафиксированным нами при наблюдениях в природе, то остальные величины легко вычислить по приведенной формуле. Для беляка:

$$\sin 2\alpha = \frac{9.81 \cdot 2.1}{196} = \frac{20.6}{196} = 0.105, \quad 2\alpha = 6^\circ, \quad \alpha = 3^\circ.$$

Для русака:

$$\sin 2\alpha = \frac{9.81 \cdot 1.8}{289} = \frac{17.6}{289} = 0.061, \quad 2\alpha = 3°30', \quad \alpha = 1°45'.$$

Из этих расчетов видно, что у зайцев, как и у копытных, различия в соотношении стадий растянутого и перекрещенного полетов определяются углом вылета центра тяжести. Уменьшение относительных размеров стадии перекрещенного полета у беляка тоже определяется тем, что бо́льшая часть пропульсивной силы, возникающей за счет сгибания спины и работы передних конечностей, используется на амортизацию толчков, сила которых увеличивается пропорционально $\sin \alpha$.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА

Необходимость в активных сгибательно-разгибательных движениях спины во время бега у зайцеобразных приводит не только к усилению мышц, обусловливающих эти движения, но и к соответствующим перестройкам в позвоночном столбе. Наиболее ярко эти особенности выражены у русака. В грудном отделе у русака наблюдается отклонение остистых отростков назад вплоть до X антиклинального позвонка, а последующие XI и XII (когда он имеется) грудные позвонки, а также все поясничные позвонки несут наклоненные вперед остистые отростки. На верхушках остистых отростков имеются заметно выраженные передне-задние расширения, к которым прикрепляется слабо выраженная надостистая связка. Остистые отростки грудных позвонков до IV постепенно становятся выше, а затем вновь сокращаются в высоте — вплоть до конца грудного отдела позвоночника. В грудном отделе наклон остистых отростков постепенно уменьшается, что приводит к сближению их верхушек, а также к сокращению межостистых участков надостистой связки. Вследствие всех указанных выше преобразований передний отдел грудной области позвоночника зайцев приобретает строение типичного органа жесткости позвоночного столба. Наклон вперед очень небольших остистых отростков поясничных позвонков постепенно увеличивается в краниальном направлении. Тем самым увеличиваются межостистые расстояния и длина надостистой связки этого участка позвоночника. В результате в противоположность переднему отделу грудной области поясничный отдел позвоночника у зайцеобразных обладает большой вертикальной подвижностью. Интересно отметить разрастание суставных отростков поясничных позвонков (рис. 184). Эти отростки у зайцев играют роль мощных рычагов, улучшающих условия разгибания поясничной области. Суставные отростки сильно развиты вплоть до грудной области. На грудных позвонках они постепенно сходят на нет. Одновременно в грудной области разрастаются реберные бугорки, роль которых аналогична роли суставных отростков поясничных позвонков.

Поперечнореберные отростки поясничных позвонков представляют собой довольно широкие плоские пластинки (кроме поперечнореберного отростка последнего поясничного позвонка), направленные немного вниз и вперед. Концы этих отростков несут каудальные и краниальные выросты, расположенные в плоскости, направленной под углом к оси тела (рис. 184). На поперечнореберных отростках с вентральной стороны прикрепляются пучки m. psoas major и m. quadratus lumborum, а с дорзальной стороны — m. iliocostalis, m. semispinalis и m. longissimus dorsi. Можно предположить, что эти отростки фактически служат для увеличения площади прикрепления сгибателей и разгибателей поясничного отдела и одновременно препятствуют боковым изгибам позвоночника. На вентральной поверхности первых трех поясничных и последних двух-трех грудных позвонков у русака разрастаются вентральные остистые отростки. Наиболее

развит остистый отросток III поясничного позвонка, имеющий заметный наклон вперед. Постепенно наклон вперед уменьшается, и уже с первого поясничного позвонка он отсутствует. Ко всей поверхности этих отростков прикрепляются пучки m. psoas major и m. quadratus lumborum. По В. Я. Бровару (1935, 1940), появление и разрастание остистых отростков вообще связано с развитием жесткости позвоночного столба. Казалось бы, что вентральные остистые отростки зайцев аналогично дорзальным в передней части грудной области, препятствующим сгибанию

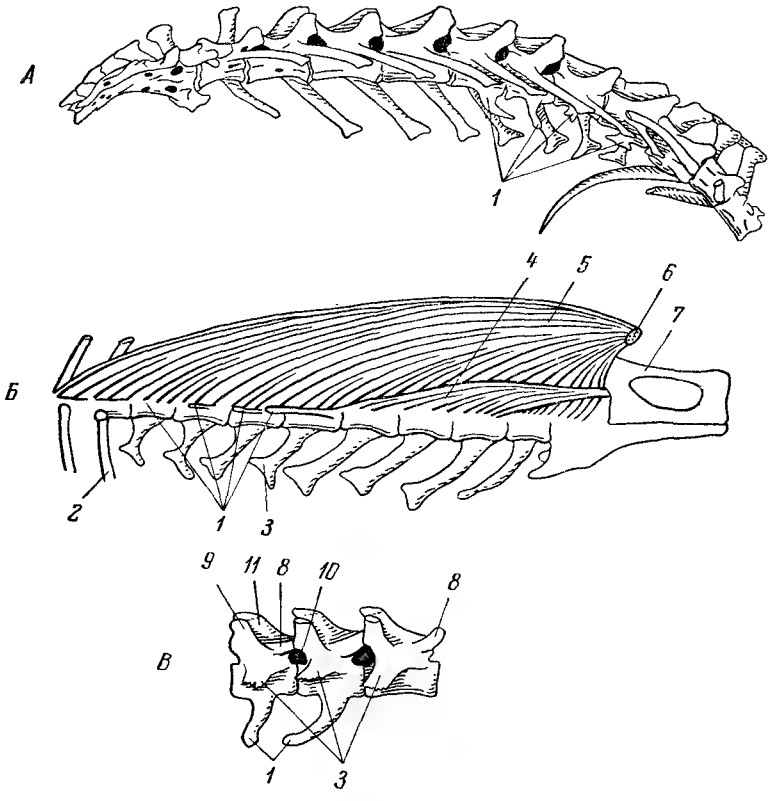


Рис. 184. Позвоночный столб зайца-русака.

А — вид сбоку; *Б* — вид снизу, с мышцами левой стороны; *В* — III—V поясничные позвонки с отломленными поперечнореберными отростками; *1* — вентральные отростки; *2* — ребра; *3* — поперечнореберные отростки; *4* — m. psoas minor; *5* — m. iliopsoas; *6* — малый вертел бедренной кости; *7* — таз; *8*, *9* — суставные отростки: *8* — каудальные, *9* — краниальные; *10* — межпозвоночное отверстие; *11* — дорзальный остистый отросток.

спины, должны были бы служить для уменьшения разгибания спины. Однако полное отсутствие надостистой связки и прикрепление на этих отростках мышечных пучков сгибателей спины свидетельствует о том, что эти отростки служат у русака и беляка рычагами, облегчающими сгибание позвоночника. Аналогичное строение имеет позвоночный столб и у других зайцев. У кроликов вентральные остистые отростки развиты слабо. У пищух вентральные остистые отростки имеют вид слабо выраженного узкого гребня на вентральной поверхности поясничных позвонков. Что касается дорзальных остистых суставных и поперечнореберных отростков, то у пищух они в общих чертах строения довольно близки к таковым других зайцеобразных, но развиты несколько слабее.

Кроме описанных выше приспособительных особенностей позвоночного столба, активное сгибание и разгибание спины у зайцеобразных связано

Таблица 23

Относительный вес мышц задних конечностей у зайцеобразных (в % к сумме весов мышц передних и задних конечностей)

Мышцы	*Ochotona alpina*	*Lepus timidus*	*Lepus europaeus*	*Lepus tolai*
m. gluteus medius	1.9	1.8	4.4	2.0
m. gluteus minimus[1]	2.0	2.0	0.9	2.0
Ягодичные	3.9	3.8	5.3	4.0
m. quadratus femoris	0.1	0.4	0.7	0.3
m. pectineus	0.2	0.2	0.2	0.5
m. m. adductores[2]	1.8	6.2	7.9	6.2
m. semimembranosus anticus[3]	3.5	3.3	3.0	2.7
Короткие заднебедренные	5.6	10.1	11.8	9.7
m. biceps femoris[4]	6.3	11.6	14.4	15.7
m. semitendinosus	1.5	3.6	3.6	3.7
m. semimembranosus posticus	1.8	2.8	2.8	4.2
m. gracilis	1.4	1.9	2.3	1.9
Длинные заднебедренные	11.0	19.9	23.1	25.5
Разгибатели тазобедренного сустава	20.5	33.8	40.2	39.2
m. vastus lateralis	2.9	5.5	6.6	6.3
m. vastus medialis[5]	1.8	2.5	2.1	2.2
Разгибатели коленного сустава	4.7	8.0	8.7	8.5
m. gastrocnemius[6]	2.9	3.7	3.8	3.9
m. psoas minor	—	0.1	0.1	0.1
m. iliopsoas	4.0	4.7	6.6	4.8
m. gluteus superficialis	0.8	1.2	1.2	1.2
m. tensor fasciae latae	1.9	1.8	3.7	3.3
m. sartorius	0.2	1.4	—	—
m. obturator[7]	0.5	0.8	0.9	0.7
m. gemelli	0.1	0.1	0.1	0.1
m. popliteus	0.2	0.3	0.3	0.3
m. rectus femoris	3.0	3.0	2.6	2.7
m. plantaris	0.9	1,6	1.6	1.1
m. tibialis anterior	0.9	0.7	0.8	1.2
m. ext. digitorum[8]	1.7	2.3	2.5	1.1
m. peroneus[9]	0.6	0.8	0.6	0.5
m. fl. digitorum[10]	1.3	1.3	1.6	1.1
Мышцы задней конечности	45.0	64.6	67.1	68.5
m. sacrospinalis	15.6	25.7	32.0	29.5
m. quadratus lumborum	1.3	1.7	1.8	1.8

[1] m .m. gluteus minimus + piriformis.
[2] m. m. adductor longus + brevis + maximus.
[3] m. m. semimembranosus anticus + praesemimembranosus.
[4] m. m. biceps femoris anticus + posticus.
[5] m. m. vastus medialis + intermedius.
[6] m. m. gastrocnemius medialis + lateralis + soleus.
[7] m. m. obturator externus + internus.
[8] m. m. ext. digitorum longus + ext. hallucis longus.
[9] m. m. peroneus longus + brevis + digiti quinti.
[10] m. m. fl. digitorum longus + fl. hallucis longus + tibialis posterior.

с усилением сгибателей и разгибателей позвоночного столба. На сгибание позвоночного столба у всех зайцеобразных работают m. quadratus lumborum, m. psoas major, а у зайцев, кроме того, m. psoas minor, которая у пищух отсутствует. Квадратная мышца поясницы (m. quadratus lumborum) начинается на вентральной поверхности подвздошной кости, на вентральной поверхности поперечнореберных отростков и на вентральной поверхности тел поясничных позвонков. Глубоко лежащие пучки перекидываются с одного сегмента на соседний, а более наружные — через один или через два сегмента. Подвздошно-поясничная мышца (m. iliopsoas) прикрывает квадратную мышцу поясницы. Начинается она на последних одном-двух грудных и на всех поясничных позвонках, на средней части их тела, на поперечнореберных отростках, латеральнее прикрепления квадратной мышцы поясницы. Ее пучки закрепляются также на вентральных остистых отростках. Оканчивается эта мышца на малом вертлуге бедренной кости. Малая поясничная мышца у зайцев отходит от тел последних двух, реже трех поясничных позвонков и оканчивается на лонном бугре безымянных костей. Работа этого комплекса мышц не только влияет на сгибание позвоночного столба, но и обусловливает сгибание конечности в тазобедренном суставе. В сумме вес сгибателей поясничного отдела позвоночного столба у пищух и зайцев составляет 5.3—9.5% веса мышц передних и задних конечностей (табл. 23), в то время как у хищников и у копытных — не более 5.0%. Это касается даже высокоспециализированных скоростных хищников, у которых тоже наблюдается активная подвижность спины. Так, например, у гепарда вес сгибателей поясницы составляет всего 4.3% веса мышц передних и задних конечностей. Даже у специализированных плавающих животных, таких как калан, относительный вес этой группы мышц составляет всего 4.4%.

Усиление сгибателей спины, разрастание вентральных остистых отростков и механически выгодное расположение поперечнореберных отростков поясничных позвонков обеспечивают резкое активное сгибание спины в области поясницы и пояснично-грудного отдела позвоночника, обусловливающее перекрещенный полет у собственно зайцев и постановку задних конечностей на камень у пищух. Активное разгибание спины у зайцеобразных содействует заднему толчку, результатом которого является растянутый полет. Естественно ожидать усиления и разгибателей позвоночного столба у зайцеобразных. И действительно, комплексный разгибатель позвоночного столба (m. sacrospinalis) у зайцеобразных развит очень значительно, составляя 29.0% веса мышц передних и задних конечностей у беляка, 33.0% — у русака и даже 36.0% — у толая. По уровню относительного развития разгибателей спины зайцеобразные могут быть сравнимы только с куньими, большая подвижность спины которых приводит к сильному увеличению этой комплексной мышцы. Однако среди куньих такого же относительного веса разгибателей спины достигают только высокоспециализированные в плавании каланы (36.0% веса мышц передних и задних конечностей, см. гл. VI, табл. 21). Объяснить такое развитие разгибателей спины у зайцеобразных можно лишь большой их ролью при беге. Сильное их развитие даже по сравнению с большинством куньих свидетельствует о влиянии глубокой специализации в беге у собственно зайцев. Так, например, у пищухи *Ochotona alpina*, менее специализированного в быстром беге представителя зайцеобразных, m. sacropinalis составляет уже только 14.0% веса мышц передних и задних конечностей.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА И МЫШЦ КОНЕЧНОСТЕЙ

Как указывалось выше, среди зайцеобразных наблюдаются две крайние формы приспособления к быстрому бегу. Пищухи — малоспециализированные бегуны, приспособившиеся к коротким перебежкам от одного

убежища к другому. Собственно зайцы — высокоспециализированные к длительному скоростному бегу. Поэтому сравнение особенностей строения конечностей пищух и зайцев может служить поучительным материалом для выяснения путей изменения скелета и мышц конечностей в связи с процессом специализации в беге.

Специализация в беге связана с изменением относительной длины сегментов конечностей (табл. 24). Как видно из таблицы 24, при специализации в беге в задней конечности зайцеобразных в первую очередь удлиняется стопа. Так, стопа у маньчжурского зайца по сравнению с даурской пищухой возрастает в 1.45 раза. Почти в такой же степени происходит возрастание длины стопы у русака. У более специализированного в беге толая стопа возрастает в 1.53 раза, а у лесного беляка даже в 1.54 раза. Бедро у маньчжурского зайца возрастает по сравнению с пищухой в 1.12 раза, а у остальных зайцев — в 1.15 раза. Аналогично у зайцев происходит удлинение и передних конечностей, из сегментов которых больше всего удлиняется предплечье: по сравнению с пищухой у зайцев в 1.18—1.44 раза, тогда как кисть — в 1.1—1.31 раза, а плечо — в 1.1—1.25 раза (табл. 24).

Таблица 24

Изменение относительных размеров сегментов конечностей (в % к длине поясничного и грудного отделов позвоночного столба) у зайцеобразных в связи со специализацией в беге

Вид	Бедро (а)	Голень (б)	Стопа (в)	Сумма (а+б+в)	Плечо (г)	Предплечье (д)	Кисть (е)	Сумма (г+д+е)	Степень специализации в беге
Lepus timidus . .	40.2	48.2	46.1	134.5	34.3	37.6	24.6	96.5	Высокоспециализированные.
L. europaeus . .	40.5	47.5	43.3	131.3	33.7	37.9	20.3	91.9	
L. tolai	40.2	48.5	45.9	134.6	31.4	37.1	24.0	92.5	
Caprolagus brachyurus	39.1	46.0	43.5	128.6	30.6	30.9	24.5	86.0	Малоспециализированный.
Ochotona daurica . .	35.0	46.3	30.0	111.3	27.5	26.3	18.7	72.5	Неспециализированный.

Примечание. Данные этой таблицы получены от Р. С. Поляковой.

Выше указывалось (стр. 123), что у копытных — обитателей лесов, приспособленных к прыжково-скоростной форме бега, а также у связанных с кустарниковыми местообитаниями животных, приспособленных к скоростной с элементами прыжково-скоростной форме бега (джейраны), длина сегментов конечностей оказывалась относительно большей, чем у копытных — жителей открытых пространств, имеющих скоростную форму бега. Особенно заметна была разница между ними в относительной длине стопы. Интересно, что аналогичное явление наблюдается и у зайцеобразных. У лесного беляка стопа несколько длиннее, чем у русака и толая, хотя при быстром беге оба последних вида развивают бо́льшие скорости, чем беляк. У лесного маньчжурского зайца, несмотря на относительно малую специализацию в беге, показатель длины стопы не уступает таковому у русака (табл. 24).

Как указывалось в первом разделе этой главы, различия в механике бега между беляком и русаком выражаются в разной крутизне траектории их прыжков. Более крутая траектория полета беляка приводит к необхо-

димости применения относительно большей силы при прыжке (формула *9*), а тем самым должна приводить к относительному удлинению конечностей. В целом малая разница в относительной длине стопы объясняется тем, что, несмотря на бо́льшую крутизну полета, влияющую на увеличение угла вылета, у беляка скорость бега меньше, а последняя также вызывает увеличение относительной силы (формула *9*).

В фазе опоры задними конечностями у зайцев и пищух, как и у других млекопитающих, в подготовительном периоде происходит сгибание тазобедренного и коленного и голеностопного суставов, а в разгонном периоде — наоборот. Уступающее растяжение разгибателей тазобедренного и коленного, а также голеностопного суставов в подготовительном периоде, а также и их активное сокращение в разгонном периоде фазы опоры приводят к большим нагрузкам на эти мышцы.

У зайцеобразных, как и у других млекопитающих, наиболее нагружены в фазе опоры разгибатели тазобедренного сустава, к которым относятся три группы мышц: ягодичная, длинная и короткая заднебедренные. Поэтому у них в связи со специализацией в беге происходит как перемещение проксимально по голени прикрепления длинных заднебедренных мышц, так и усиление двух групп заднебедренных разгибателей тазобедренного сустава и в меньшей мере группы ягодичных мышц. Это ясно видно уже при сравнении пищух с беляком, а особенно с более специализированными в беге русаком и толаем (табл. 23). Вес длинных заднебедренных мышц у беляка составляет 17.0% веса мышц передних и задних конечностей, у русака — 20.1%, у толая — 22.2%, а у пищухи — только 9.1%, т. е. у беляка относительный вес этой группы мышц по сравнению с пищухой возрастает в 1.87 раза, у русака — в 2.21 раза, а у толая — даже в 2.54 раза. Вес группы коротких заднебедренных мышц у пищухи составляет 7.2% веса мышц передних и задних конечностей, у беляка — 12.5, у русака — 14.5, у толая — 14.0%, т. е. относительный вес этой группы мышц у беляка возрастает по сравнению с пищухой в 1.74 раза, у толая — в 1.94 раза, а у русака — в 2.02 раза. Не меньшего усиления достигают у зайцев и разгибатели коленного сустава, а именно три бедренные головки четырехглавой мышцы бедра, которые у пищухи составляют 4.7% веса мышц передних и задних конечностей, а у зайцев — от 8.0 до 8.7%, т. е. у зайцев относительный вес собственно разгибателей коленного сустава возрастает по сравнению с пищухой в 1.70—1.85 раза. Несколько слабее у зайцев по сравнению с пищухой возрастает относительный вес разгибателей голеностопного сустава, который у пищухи составляет 2.9% веса мышц передних и задних конечностей, а зайцев — 3.7—8.9%, т. е. по сравнению с пищухой происходит увеличение относительного веса в 1.28—1.35 раза.

После приземления на передние конечности у пищух происходит одновременное приподымание туловища и головы, протягивание туловища между конечностями и разгибание плечевого и локтевого суставов. При этом лопатки выдвигаются позвоночным краем вперед. Выдвижение лопаток вперед может осуществляться целым рядом мышц: m. m. rhomboideus, acromiotrapezius, omotransversarius, serratus ventralis pars cervicalis, sternoscapularis из мышц переднего пояса, m. supraspinatus, m. infraspinatus из мышц плечевого сустава. Как говорилось, перемещение передних конечностей зайцев в подготовительном периоде фазы опоры передними конечностями в основном обеспечивается инерцией движения тела. Только с окончанием подготовительного периода, когда предплечье уже оказывается направленным несколько назад, на передние конечности приходится активная нагрузка для обеспечения опоры при сгибании спины. В это время плечевой и локтевой суставы разгибаются. Как и у пищухи, разгибателями плечевого сустава служит ряд перечисленных выше мышц

переднего пояса и плечевого сустава. Однако, если у пищухи эти мышцы обеспечивают приподымание всего тела и протягивание туловища между конечностями и резко разгибают плечевой сустав, то у зайцев нагрузка на эти мышцы в основном сводится к сопротивлению сгибанию, обеспечивающему достаточную опору при сгибании спины.

Из перечисленных выше мышц для протягивания туловища вперед и разгибания плечевого сустава наиболее выгодно расположена грудино-лопаточная мышца (m. subclavius seu sternoscapularis), берущая начало на первых двух реберных хрящах, рукоятке грудины и I сегменте грудной кости. Оканчивается она на переднем крае лопатки и фасции предостной мышцы. По пути мышца закрепляется на ключице. Прикрепление мышечных пучков к ключице приводит к более горизонтальному направлению волокон мышц по отношению к грудине и более косому, спереди назад, прикреплению волокон к лопатке (рис. 185). Горизонтальное по отношению к грудине положение мышечных волокон наиболее удобно для протягивания туловища между конечностями, а косое по отношению к лопатке — облегчает разгибание плечевого сустава. У ряда млекопитающих m. subclavius постепенно разрастается и его пучки переходят с ключицы на фасцию предостной мышцы, а затем и на лопатку [ряд роющих грызунов (Гамбарян, 1960), непарнокопытные (Гамбарян, 1964) и др.]. Аналогичное разрастание m. subclavius наблюдается и у зайцеобразных, для которых оно становится особенно выгодным в связи с описанным выше расположением пучков этой мышцы. Вероятно, этим можно объяснить ее сильное развитие у пищух, у которых (табл. 25) ее относительный вес (4.0% от веса мышц конечностей) в 3.6 раза больше, чем у зайцев (1.1%). Однако даже для зайцев значение этой мышцы большее, чем для грызунов, у которых относительный вес подключичной мышцы не превышает 0.5% веса мышц конечностей.

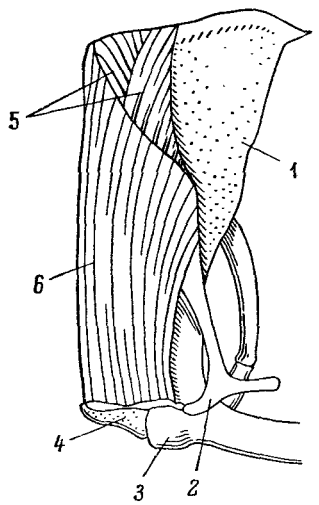


Рис. 185. Грудино-лопаточная мышцы m. sternoscapularis зайца-русака.

1 — лопатка; *2* — акромиальный отросток лопатки; *3* — плечевая кость; *4* — рукоятка грудины; *5* — m. supraspinatus; *6* — m. sternoscapularis.

У зайцев по сравнению с пищухами ослабляется и ряд других мышц, участвующих одновременно с проталкиванием туловища между конечностями и в разгибании плечевого сустава (табл. 25). К этим мышцам, с одной стороны, относятся мышцы, начинающиеся на дорзальной стороне шеи и на голове (m. acromiotrapezius и m. rhomboideus capitis) и, с другой стороны, мышца, начинающаяся на вентральной поверхности шеи и передней части груди (m. serratus ventralis pars cervicalis). При поднятии туловища между конечностями расстояние между позвоночным краем лопатки и вентральной линией шеи и груди уменьшается, в связи с чем уменьшается возможный размах сокращения шейной порции вентральной зубчатой мышцы. Этим, вероятно, можно объяснить, что ослабление вентральной зубчатой мышцы у зайцев по сравнению с пищухами выражено не в такой мере, как ослабление первых двух мышц. Так, относительный вес вентральной зубчатой мышцы пищухи составляет 2.3% веса мышц конечностей, а у зайцев — 1.2—1.8%, т. е. меньше в 1.3—1.9 раза. M. acromiotrapezius у пищухи составляет 1.2%, а m. rhomboideus capitis — 1.07%, в то время как у зайцев соответственно — 0.2—0.5 и 0.16%, т. е. у зайцев наблюдается ослабление этих мышц в 2.4—6.7 раза (табл. 25). Специфические различия в работе передних конечностей у пищух

и зайцев проявляются и в функции разгибания плечевого сустава. У пищух, поднимающих туловище между конечностями, мышцы переднего пояса одновременно разгибают плечевой сустав. У зайцев же передние конечности удерживают переднюю часть туловища, обеспечивая опору для мощного сгибания позвоночного столба, в результате которого возникает стадия перекрещенного полета. Поэтому разгибание плечевого сустава у зайцев должно в основном осуществляться за счет собственно разгибателей

Таблица 25

Относительный вес мышц передних конечностей у зайцеобразных (в % к сумме весов мышц передних и задних конечностей)

Мышцы	*Ochotona alpina*	*Lepus timidus*	*Lepus europaeus*	*Lepus tolai*
m. brachiocephalicus[1]	1.9	0.8	0.9	0.7
m. acramiotrapezius	1.2	0.5	0.5	0.4
m. spinotrapezius . .	1.4	0.7	0.7	0.6
m. rhomboideus[2] . .	1.7	1.6	1.2	1.2
m. rhomboideus capitis	1.1	0.2	0.1	0.1
m. latissimus dorsi . .	2.9	2.6	2.2	1.9
m. sterno-mastoideus	2.0	0.3	0.6	0.3
m. ectopectoralis . . .	4.5	3.6	3.0	3.1
m. endopectoralis . .	3.8	1.2	} 2.4	1.0
m. sternoscapularis . .	4.0	1.4		1.1
m. serratus ventralis	4.5	3.6	3.1	3.4
m. atlantoscapularis	1.4	0.7	0.5	0.6
m. deltoideus . . .	1.0	0.4	0.5	0.2
m. supraspinatus . .	2.6	2.9	2.9	2.5
m. infraspinatus . .	1.9	2.0	2.1	2.1
m. subscapularis . .	2.7	1.7	1.5	1.7
m. teres major . .	2.2	1.6	1.8	1.6
m. teres minor . .	—	0.1	0.1	0.1
m. coracobrachialis . .	0.1	0.1	0.2	0.1
m. anconeus longus . .	5.4	3.4	3.5	3.7
m. anconeus lateralis	1.6	1.8	1.7	1.6
m. anconeus medialis[3]	0.9	0.7	0.6	0.2
m. biceps brachii . .	1.1	0.9	0.8	0.9
m. brachialis	0.7	0.4	0.3	0.3
m. pronator teres . .	0.1	0.1	—	—
m. supinator . . .	0.1	—	—	—
m. ext. carpi radialis[4]	0.7	0.3	0.3	0.2
m. ext. digitorum[5] . .	0.5	0.3	0.2	0.3
m. abd. pollicis longus	0.2	0.1	0.1	0.2
m. ext. carpi ulnaris	0.2	0.1	0.2	0.1
m. fl. carpi ulnaris . .	0.6	0.3	0.2	0.2
m. fl. carpi radialis	0.2	0.1	0.1	0.1
m. palmaris longus	0.1	0.1	—	—
m. fl. digitorum sublimis	0.4	0.4	0.4	0.5
m. fl. digitorum profundus	1.3	0.8	0.6	0.6
Сумма	55.0	35.8	33.3	31.6

[1] m. m. clavotrapezius + clavomastoideus + clavodeltoideus.
[2] m. m. rhomboideus thoracalis + rhomboideus cervicalis.
[3] m. m. anconeus medialis + epitrochleoanconeus + dorsoepitrochlearis.
[4] m. m. ext. carpi radialis longus + brevis.
[5] m. m. ext. digitorum communis + ext. digitorum lateralis + ext. pollicis longus

этого сустава, а не мышц переднего пояса. И если выше отмечалась бо́льшая мощность мышц переднего пояса у пищух, то у зайцев наиболее заметно усиление m. supraspinatus и m. infraspinatus. Так, m. supraspinatus у зайцев составляет 14.0—15.9% веса мышц свободных передних конечностей,[4] а m. infraspinatus — 10—11.7%, у пищух же соответственно — 10.5— и 7.6%.

Разгибание локтевого сустава и у пищух и у зайцев имеет большое значение: у первых — при поднятии туловища, а у вторых — создавая достаточную опору. В результате их относительный вес мало отличается, составляя 18.1—20.6% веса мышц свободных конечностей у зайцев и 21.7% у пищух.[5]

ПУТИ И ПРИЧИНЫ ПЕРЕСТРОЙКИ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ У ЗАЙЦЕОБРАЗНЫХ

Предки зайцеобразных, по-видимому, обитали в каменистых россыпях. Перепрыгивание с камня на камень привело к выработке у них полупарного галопа с активным сгибанием спины, наступающим после приземления на передние конечности. Сохранение этого типа движения при выходе в открытые пространства привело к возникновению дорзомобильного металокомоторного способа бега, для которого характерна стадия перекрещенного полета, возникающая за счет резкого активного сгибания позвоночника в поясничном и пояснично-грудном отделах.

Специализация в беге этим способом приводит к тому, что у зайцев по сравнению с пищухами заметно удлиняются сегменты скелета конечностей, усиливаются разгибатели тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. Все эти изменения в принципе сходны с аналогичными преобразованиями, возникающими при приспособлении к другим способам и формам бега (копытные, хищники). Характерным же именно для зайцеобразных является усиление сгибателей позвоночного столба (m. iliopsoas, m. quadratus lumborum), которые у них даже при сравнении с высокоспециализированными в беге кошками (для последних также характерно активное сгибание позвоночника) развиваются очень значительно. Кроме того, у зайцев имеются вентральные остистые отростки на последних грудных и первых поясничных позвонках. К этим остистым отросткам прикрепляются мышечные пучки сгибателей спины, чем дополнительно усиливается мощность активного сгибания позвоночного столба.

Анализ аллюра, образа жизни и способа бега зайцеобразных позволяет представить первичный для этой группы образ жизни и считать современных пищух, у которых со значительной полнотой сохраняются характерные для предков группы особенности образа жизни, как бы живыми ископаемыми.

---

[4] Индекс m. supraspinatus и m. infraspinatus вычислен в данном случае по отношению к сумме весов мышц только свободной передней конечности. Сделано это потому, что у пищух мышцы переднего пояса относительно очень увеличены по сравнению с таковыми зайцев.

[5] При вычислении индекса по отношению к весу мышц передних конечностей вместе с мышцами переднего пояса получились бы близкие, но обратные соотношения.

Глава восьмая

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К БЕГУ У ГРЫЗУНОВ И КЕНГУРУ

МЕХАНИКА БЕГА

Громадное разнообразие грызунов, из которых очень многие совершенно независимо приспосабливаются к быстрому бегу, делает особенно интересными исследования направлений специализации в беге в этой группе млекопитающих. Примитивный рикошетирующий прыжок — характерный асимметричный аллюр для большинства грызунов. Это обстоятельство свидетельствует о том, что грызуны отделились от общего ствола млекопитающих еще на той стадии, когда не было галопа. Выработка у некоторых грызунов галопа несомненно происходила независимо от других млекопитающих.

В ряде групп грызунов — *Dipodidae*, *Dipodomyidae*, *Pedetidae* и др. — появляются высокоспециализированные формы, основным аллюром которых становится двуногий рикошет. К двуногому рикошету оказались приспособленными также исследованные сумчатые, и вообще можно найти много общего в механике бега у приспособленных к двуногому рикошету отдельных видов грызунов и кенгуру.[1] Механика бега грызунов при галопе, с одной стороны, и двуногом рикошете, — с другой, различна. Естественно, что и формы приспособления к быстрому бегу у грызунов разнообразны.

До сих пор предки всего отряда грызунов неизвестны. Наиболее древние из известных ископаемых представителей этого отряда — *Ischyromyidae*, по всей вероятности, уже обладали основными особенностями подотряда *Sciuromorpha*. Кроме того, они, возможно, были лазающими животными, и в этом случае их наземные потомки не могли вторично освоить примитивный рикошетирующий прыжок, который при лазанье обычно исчезает. Поэтому *Ischyromyidae* вряд ли могут считаться исходными для всех более поздних ветвей грызунов. В силу указанного обстоятельства для выяснения путей филогенеза внутри отряда грызунов, кроме исследования морфологии наиболее примитивных вымерших форм, необходимо изучение направлений экологической специализации современных форм с целью воссоздания образа жизни предков грызунов. При таком воссоздании, естественно, обязательным условием должна быть возможность выведения всех современных направлений специализации из образа жизни предковых форм.[2]

Большое разнообразие направлений специализации отдельных групп отряда могут служить доводом к тому, что их предки не имели ярко выра-

---

[1] Чтобы исследовать приспособительные изменения органов движения сумчатых, связанные со специализацией в беге, было бы полезнее проводить сравнение кенгуру с другими сумчатыми. Однако в связи с отсутствием соответствующего материала я вынужден сравнивать кенгуру с грызунами, приспособившимися к двуногому рикошету.

[2] Большинство современных грызунов и все известные вымершие формы были некрупными животными, так что, вероятно, предки грызунов вряд ли могли быть крупнее серых крыс.

женной специализации в каком-либо одном способе локомоции. Они не могли быть специализированными в рытье, так как при рытье производится большая работа, экономичность которой требует глубоких перестроек органов движения животных (Гамбарян, 1960). По аналогичной причине трудно представить себе глубокую специализацию предков грызунов в плавании. Лазанье также не могло быть характерным для них, так как в этом случае они должны были бы приспосабливаться к перепрыгиванию с ветки на ветку. При прыжках же с ветки на ветку должен меняться ритм включения нервно-мышечных цепей, характерный для примитивного рикошетирующего прыжка, при котором степень заноса задних конечностей вперед бывает пропорциональна величине прыжка. Сохранение ритма работы нервно-мышечных механизмов, характерных для примитивного рикошетирующего прыжка, как уже указывалось выше (стр. 55), приводило бы к приземлению на очередную ветку то задними, то передними конечностями, что препятствовало бы точным расчетам величины прыжка. Поэтому при древесном образе жизни происходит торможение заноса задних конечностей вперед после фазы задней опоры, а тем самым примитивный рикошетирующий прыжок переходит в галоп. Ввиду большей экономичности галопа по сравнению с примитивным рикошетирующим прыжком (подробнее см. гл. II) невозможно признать первичным для предков грызунов лазающий образ жизни. Тем не менее предковые формы, по всей вероятности, были все же обитателями лесов. Обосновывается это предположение тем, что жизнь в открытых пространствах требует или специализации в быстром беге, или в рытье нор-убежищ, а оба эти направления специализации вряд ли могли иметь место у предков грызунов.

Все сказанное позволяет считать, что предками грызунов были небольшие зверьки, жившие, вероятно, на земле, по под пологом леса. Использование любых временных убежищ (стволы поваленных деревьев, завалы, трещины в коре и земле, густые заросли в подлеске и др.) было их средством спасения от хищников. Питались они, вероятно, довольно разнообразной пищей: семенами, листьями, травой, грибами и в меньшей степени животной пищей. Основным их асимметричным аллюром при перебежках от одного убежища к следующему был примитивный рикошетирующий прыжок. Потомки этих форм завоевывали самые разнообразные местообитания. Приспособление к питанию плодами, семенами и листьями деревьев способствовало переходу к лазанью, которое к тому же могло служить и приемом спасения от хищников. Обитание на берегах водоемов приводило к приспособлению к плаванию и нырянию как для добывания пищи, так и для спасения от врагов. Выход в степи мог привести к все большей специализации в питании зелеными частями растений и одновременному приспособлению к рытью нор-убежищ или к специализации в питании зерновыми — более калорийными кормами, а также к выработке способности к быстрым перебежкам. Освоение открытых пространств могло привести к усовершенствованию бега примитивным рикошетирующим прыжком путем постепенного перехода к двуногому рикошету. К быстрому бегу в открытых пространствах могли вторично приспосабливаться и животные, первично освоившие лазанье по деревьям. Однако в этом случае они уже приспосабливаются не к примитивному рикошету, переходящему при специализации в беге в двуногий рикошет, а к галопу.

Для суждения о глубине и направлении специализации в беге у грызунов использовались как наблюдения в природе, так и анализы кинокадров бега отдельных видов. Хотя эти сведения и недостаточно полны, однако основные особенности движений при беге они охарактеризовать все же могут.

Исследование кинокадров и литературные сведения (Howell, 1932, 1944; Böker, 1935; Bartholomew and Caswell, 1951; Bartholomew and Rey-

nolds, 1954; Eble, 1955; Krapperstück, 1955, и др.) показывают, что для многих видов грызунов характерен примитивный рикошетирующий прыжок, при специализации переходящий в двуногий рикошет. По всей вероятности, такой аллюр свойствен всем *Myomorpha*, многим из *Hystricomorpha*, а возможно, и части *Sciuromorpha*.

В главе II приводились условия изменения относительной силы, связанные с изменением длины конечностей, угла вылета, длины прыжка, массы тела и т. д. (см. формулу *6*). Как видно из этой формулы, при прочих равных условиях относительная сила, развиваемая конечностью, уменьшается пропорционально ее удлинению (h) и увеличивается пропорционально увеличению массы тела (m). Однако если с повышением веса животного длина конечности возрастает линейно, то масса тела — в третьей степени. Поэтому вводится показатель эффективности действия разных конструкций у животных, вычисленный как произведение индекса прыжка на корень кубический из веса тела (табл. 26).[3] Кроме морфологических показателей, речь о которых будет идти ниже, глубина специализации грызунов, представленных в табл. 26, может быть охарактеризована как по относительной величине (индексу) прыжка, так и по пока-

Таблица 26

Относительная величина прыжков у грызунов и кенгуру и показатели эффективности действия конструкции при беге (индекс прыжка — отношение величины прыжка к длине тела)

Вид	Вес тела, г	Индекс прыжка	Показатель эффективности действия конструкции
Phodopus sungorus	20.0	1.5	4.1
Cricetulus migratorius	30.0	2.5	7.8
Calomyscus bailwardi	20.0	10.0	27.0
Rhombomys opimus	200.0	3.0	17.6
Meriones vinogradovi	200.0	3.5	20.4
M. persicus	180.0	4.5	25.0
M. blackleri	180.0	4.0	22.6
M. meridianus	90.0	6.5	28.0
Rattus norvegicus	350.0	2.2	15.5
Mus musculus	15.0	6.0	15.0
Apodemus sylvaticus	20.0	6.5	18.0
Myocastor coypus	4000.0	1.0	16.0
Allactaga severtzovi	400.0	12.0	88.0
A. elater	100.0	15.5	72.0
A. bobrinskii	100.0	16.0	74.0
Alactagulus acontion	80.0	8.0	35.0
Pygerethmus platyurus	40.0	5.5	19.0
Dipus sagitta	150.0	14.5	77.0
Paradipus ctenodactylus	200.0	19.5	114.0
Jaculus turcmenicus	120.0	21.0	103.0
Macropus rufus	70000.0	8.5	350.0

Примечание. Данные для тушканчиков приводятся по анализу сведений, предоставленных нам И. М. Фокиным.

[3] Необходимая сила пропорциональна массе (третья степень), а сила, развиваемая мышцей, зависит от ее поперечного сечения (вторая степень), деление этих величин приводит к образованию величин в первой степени. Поэтому для показателя эффективности конструкции нами взято произведение длины прыжка на линейный вес тела животного (корень кубический из веса тела).

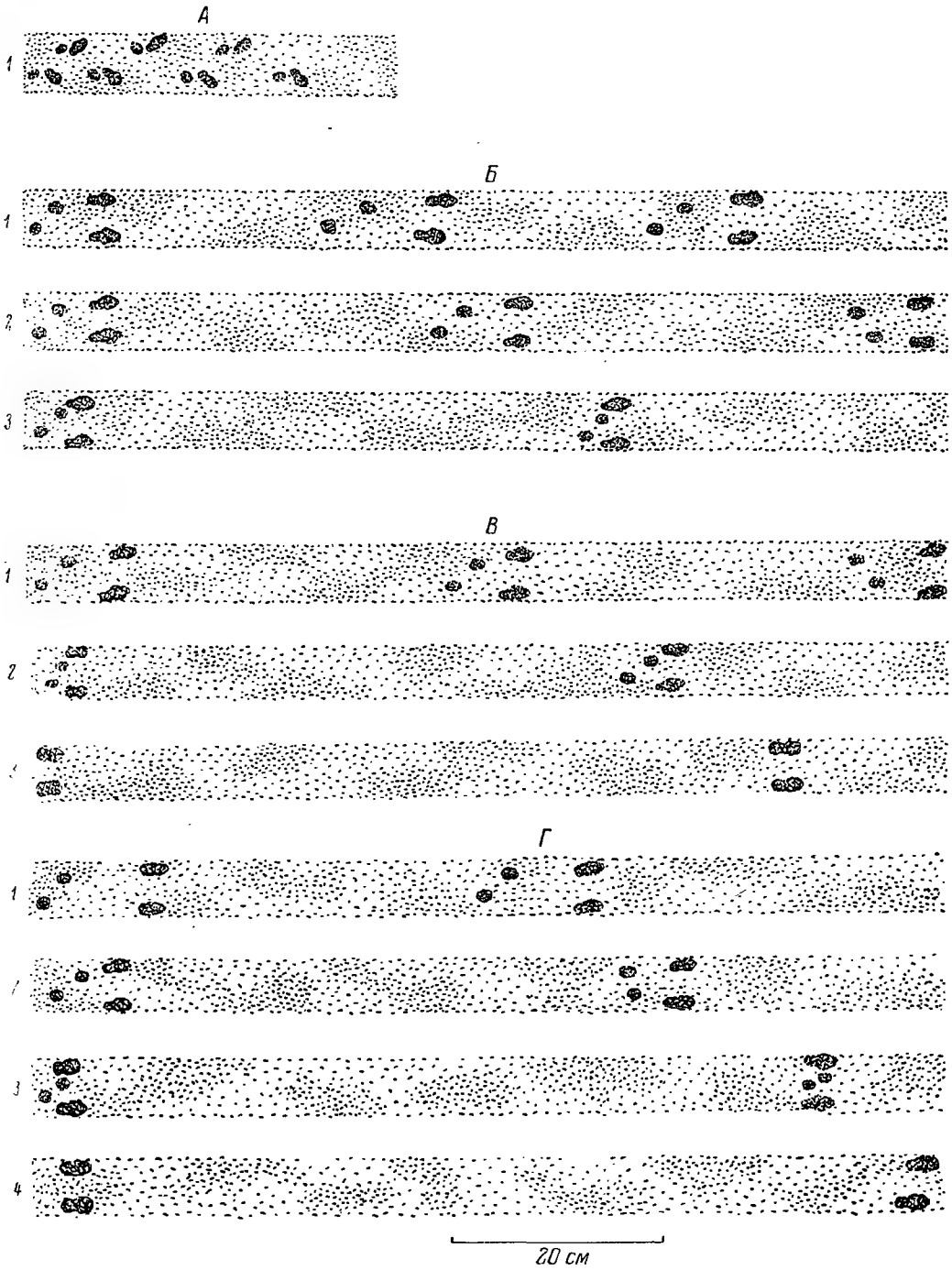


Рис. 186. Следовые дорожки хомячков и песчанок.

А — Phodopus sungorus; *Б — Cricetulus migratorius*; *В — Calomyscus bailwardi*; *Г — Meriones meridianus*; *1* — медленный бег; *2—4* — прогрессивное увеличение скорости бега и величины прыжков.

зателю эффективности конструкции. Индекс прыжка пригоден при сравнении зверьков, примерно равных по весу. Так, сравнение образа жизни джунгарского, серого и мышевидного хомячков позволяет считать, что последний наиболее специализирован в беге. Мышевидный хомячок — обитатель скал и россыпей камней полупустынных районов юга СССР — очень подвижный и ловкий зверек. Собственные норы у него, по-видимому, отсутствуют; размножается он, используя любые пустоты под камнями, без рытья специальных нор. Большая подвижность и ловкость этих зверьков позволяет им реже попадаться хищным птицам и зверям, даже в местах, где численность хомячков выше, чем других грызунов (Гамбарян и Мартиросян, 1960). Серый хомячок распространен значительно шире, чем мышевидный, встречается от полупустынь до альпийских лугов, обитая как в степи, лесостепи, так и в скалах, и в поселениях человека. Роет довольно сложные норы, но может обходиться и без нор, собирая запасы и выводя детенышей в самых разнообразных убежищах. Заметно менее подвижен, чем мышевидный хомячок, и если встречается в одних и тех же с ним местах, то значительно чаще становится добычей хищников даже при меньшей численности зверька в этой местности (Соснихина, 1950; Башенина, 1951; Гамбарян и Мартиросян, 1960). Из этих трех видов наименее подвижен джунгарский хомячок. Он обитает в степях и пустынях, выбирая участки с зарослями трав, спасается от хищников или в норы, или запутывая их перебежками в траве (Флинт и Головкин, 1961). Более конкретные представления о глубине специализации в рикошете у этих зверьков дает изучение их следов. Различия в длине прыжков этих зверьков можно видеть в табл. 26. Однако немалый интерес представляют также и другие особенности бега, хорошо видные на следовой дорожке. Так, у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) ширина следовой дорожки превышает даже длину его тела. Линия постановки стопы располагается под углом 30—45° к сагиттальной плоскости туловища (рис. 186, *А*). У серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) даже при медленных перебежках, когда прыжки по величине совпадают с таковыми джунгарского хомячка, следовая дорожка менее широка. Ее ширина приближается к ширине, а не длине тела, лапки устанавливаются почти параллельно туловищу. Угол постановки лап редко превышает 10—15° (рис. 186, *Б*). С увеличением прыжка у серого хомячка замечается приближение следов передних лапок к следам задних (рис. 186, *Б*, *2—3*). Особенно хорошо процесс изменения следовой дорожки в зависимости от величины прыжка прослеживается у мышевидного хомячка (*Calomyscus bailwardi*), у которого при маленьких прыжках расстояние между следами передних и задних лапок почти равно длине тела, с увеличением прыжка следы передних лапок все больше приближаются к следам задних лапок и при максимальных прыжках иногда совсем исчезают. Объясняется такое изменение следовой дорожки тем, что при увеличении прыжка у мышевидного хомячка задние конечности все больше и больше заносятся вперед в воздухе, и приземление задних и передних конечностей все более совпадает по времени. При максимальных же прыжках вторичное приземление совершается уже на задние лапки.

Индекс прыжка у отдельных видов песчанок тоже сильно различен. При этом он, так же как и у хомячков, может служить одним из многих критериев глубины специализации в беге. Так, большие песчанки, индекс прыжка у которых мал, сильно привязаны к своим норам (Камбулин, 1941; собственные наблюдения) и, несомненно, менее специализированы в беге, чем полуденные песчанки, обладающие большой суммарной подвижностью (Гамбарян и др., 1960). Интересно отметить, что по характеру изменений следовой дорожки в зависимости от величины прыжков у песчанок наблюдаются такие же ее изменения, как и у мышевидного хомячка.

Так, например, при прыжке в 40 см у полуденной песчанки расстояние между следами передних и задних конечностей равно 5—6 см, при прыжке в 55—60 см оно уменьшается до 2—3 см, при прыжке в 65 см следы передних лапок оказываются расположенными между следами задних лапок, а при прыжке в 70—75 см следы передних лапок уже отсутствуют и зверек прыгает только на задних лапах (рис. 187). Как и у мышевидного хомячка, во время бега у песчанок стопа ставится почти параллельно туловищу. Аналогичное положение стопы отмечается и у всех тушканчиков, хотя по следам это довольно трудно установить, так как у тушканчиков опираются на землю только дистальные части стопы. Однако следы пальцев все же позволяют судить об общем направлении толчка, харак-

Рис. 187. Следовая дорожка полуденной песчанки (*Meriones meridianus*). Фото И. М. Фокина.

терного для тушканчиков. Таким образом, по следам можно определить направление толчка, передаваемого туловищу конечностями. Если это направление сильно отклонено от оси туловища (джунгарский хомячок), то часть силы толчка используется непроизводительно для скорости бега. Поэтому при специализации в беге, даже так мало выраженной, как у серого хомячка, пасюка и некоторых других грызунов, лапы при беге ставятся уже параллельно туловищу.

Хотя индекс прыжка для приведенных в табл. 26 хомячков и песчанок в отдельности и может служить достаточно объективным критерием глубины их специализации в беге, при сравнении этих групп грызунов друг с другом из-за разницы в величине необходимо ввести дополнительный показатель — показатель эффективности конструкции. Нельзя сказать, что он позволяет с полной объективностью судить о глубине специализации в беге. Нужно учесть, что при малых размерах и большой скорости бега зверьки испытывают большое сопротивление воздуха, которое почти не имеет значения при тех же скоростях для крупных животных и для мелких, бегающих с меньшими скоростями (подробнее см. гл. II). Вероятно, этим можно объяснить, например, низкий показатель

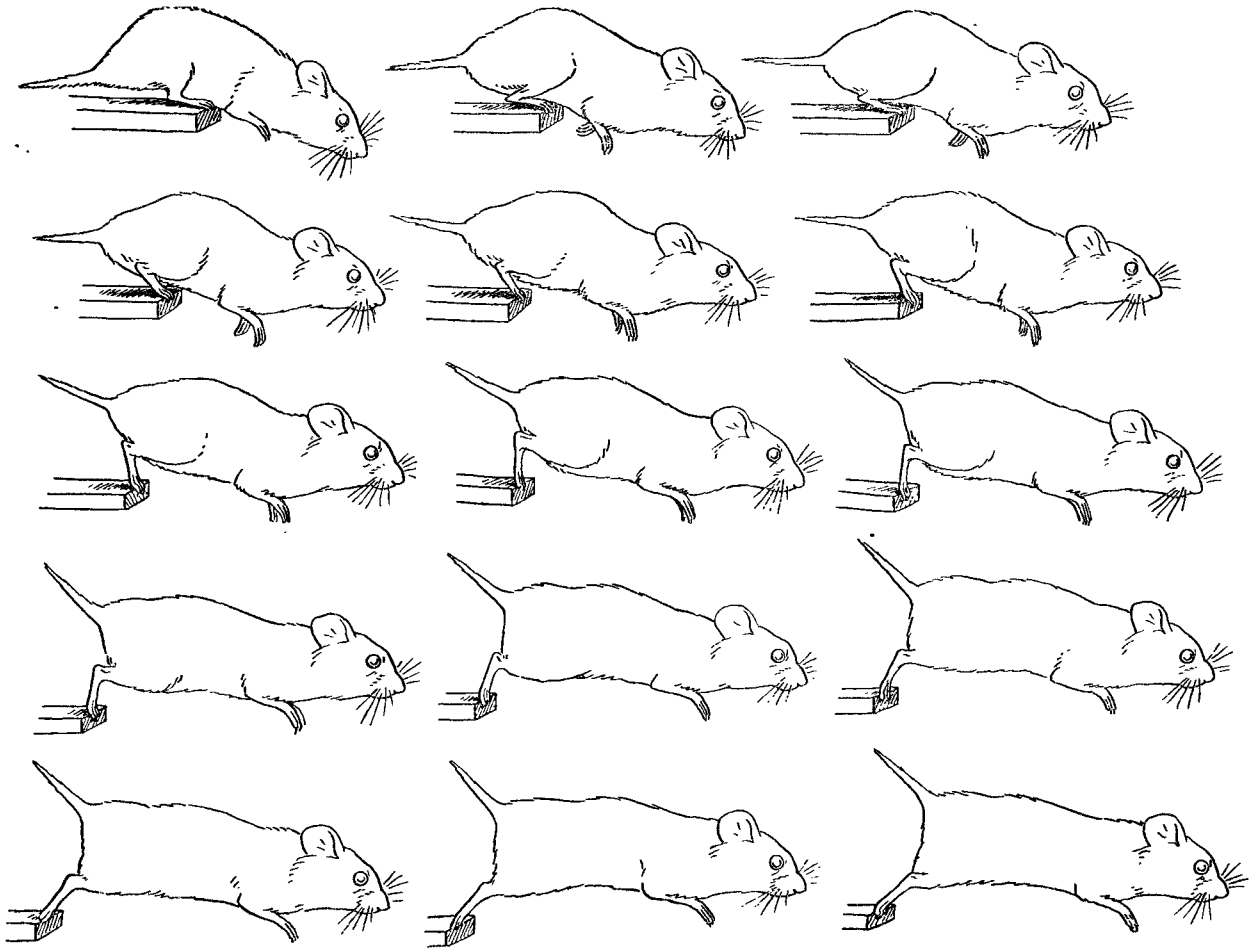


Рис. 188. Фаза опоры перед прыжком серого хомячка (*Cricetulus migratorius*).

Рис. 189. Отдельные стадии примитивного рикошетирующего прыжка мышевидного хомячка (*Calomyscus bailueardi*).
Фото Р. Г. Рухкяна.

А — стадия опоры; *Б*, *В*, *Г* — стадия полета: *Б* — начало, *В* — середина, *Г* — конец.

эффективности конструкции малого тушканчика *Allactaga elater*, который на самом деле, возможно, более специализирован в беге, чем другие пятипалые и трехпалые тушканчики. Условность всех этих цифровых показателей становится особенно заметной при сравнении очень разных животных, которых, вероятно, даже не имеет смысла и сравнивать по таким показателям. Например, кенгуру очень специализированы в рикошете, однако я сильно сомневаюсь, что они в три раза больше специализированы в беге, чем тушканчики. Полностью сознавая некоторую условность показателя эффективности конструкции, я все же считаю его полезным, особенно при сравнениях в пределах близкородственных *групп разных по размеру* зверей.

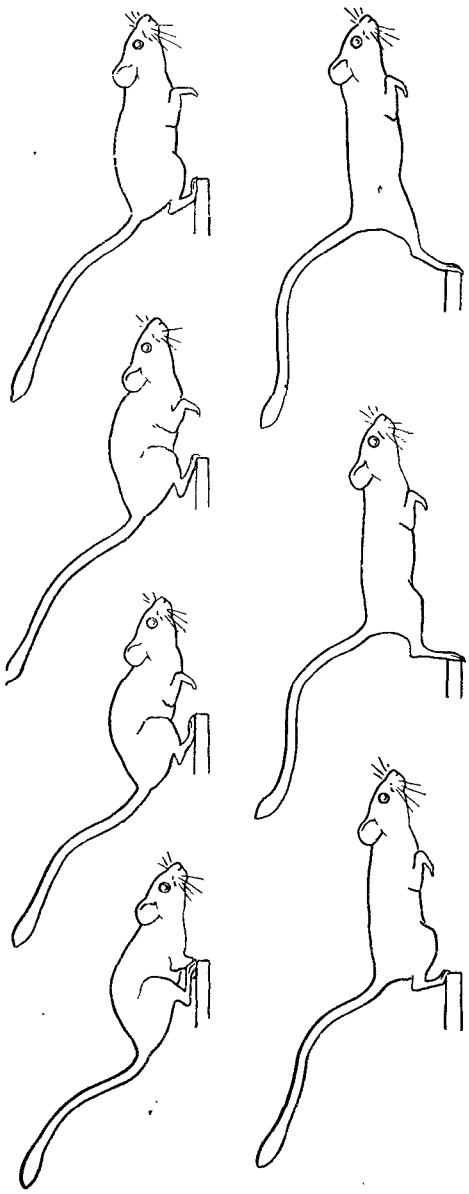


Рис. 190. Фаза опоры перед прыжком мышевидного хомячка.

Общим для всех зверьков, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, будет характер изменения размаха движения в суставах конечностей и типа перемещения туловища при увеличении прыжка. На кадрах киносъемки примитивного рикошетирующего прыжка пасюка (рис. 33), серого хомячка (рис. 188), мышевидного хомячка (рис. 189, 190), малоазийской песчанки (рис. 191) видно, что при прыжке на 15—20 см фаза опоры задними конечностями оканчивается, когда ступни располагаются почти в вертикальной плоскости. Тазобедренный и коленный суставы в это время разогнуты чуть более, чем на 90°, тело располагается в горизонтальной плоскости. В стадии свободного полета ступни подтягиваются вперед, так что к окончанию этой стадии они устанавливаются почти в горизонтальной плоскости. Передний конец тела опускается. При этом вся амортизация толчка приходится на передние конечности и передний отдел позвоночного столба. При увеличении прыжка сначала наблюдается лишь несколько большее разгибание коленного и тазобедренного суставов и больший наклон в фазе опоры. Тело перед приземлением почти не меняет своего положения, только задние конечности заметно дальше перемещаются вперед, так что кончики пальцев задней лапы устанавливаются почти на уровне локтевого сустава вытянутых вперед передних конечностей, как это видно у персидской песчанки

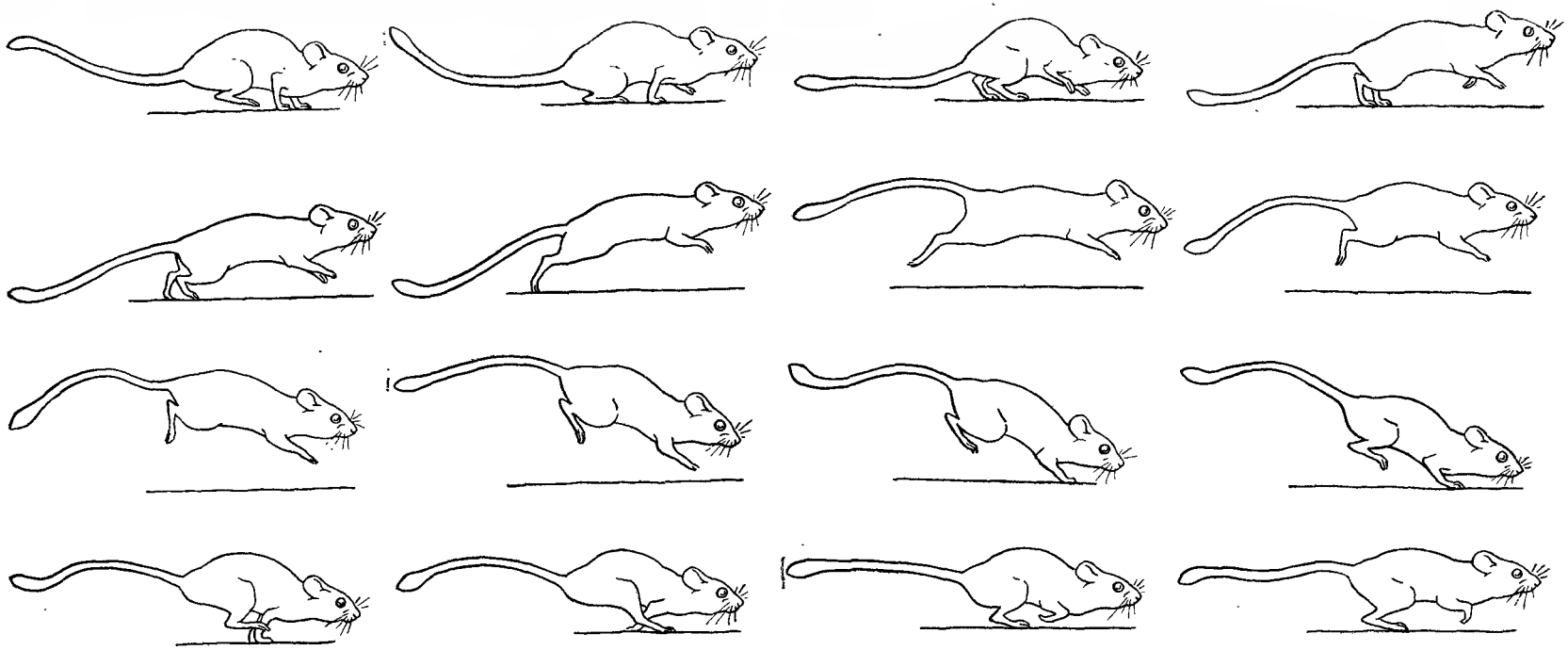


Рис. 191. Примитивный рикошетирующий прыжок малоазийской песчанки (*Meriones blackleri*).

(рис. 192). В этом положении амортизация толчка еще почти полностью приходится на передние конечности и грудной отдел позвоночного столба. Во время такого прыжка центр тяжести передней половины тела, как и при малых прыжках, оказывается расположенным ниже, чем центр тяжести задней половины тела. При дальнейшем увеличении прыжка к концу свободного полета (рис. 193) замечается сильно выраженный изгиб позвоночного столба, что приводит к тому, что центр тяжести задней половины тела оказывается расположенным ниже центра тяжести передней половины, задние конечности раньше передних достигают земли, амортизация толчка осуществляется уже и задними конечностями, хотя после приземления на задние происходит приземление и передних конечностей (рис. 35 и 194). Когда прыжок еще больше увеличивается, приземление происходит при почти вертикальном положении тела животного (рис. 36) и передние конечности в этом случае полностью исключаются

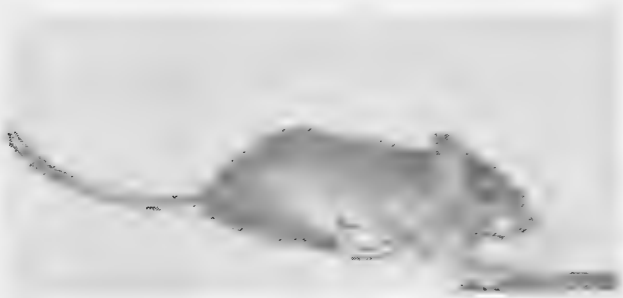


Рис. 192. Персидская песчанка (*Meriones persicus*) перед приземлением. Фото Г. П. Гамбаряна.

из локомоторного цикла. Интересно отметить, что такого рода изменения в перемещении конечностей и тела при увеличении прыжка почти идентичны у песчанок и мышевидного хомячка. Судя же по литературным данным, аналогичный тип движения характерен и для *Peromyscus*, *Conilurus* и ряда других грызунов (Bartholomew and Caswell, 1951).

Рассматривая кинокадры рикошета тушканчика (рис. 38), можно заметить интересную особенность в положении его туловища. У тушканчиков фактически в продолжение всего цикла рикошетирующего прыжка туловище располагается почти в горизонтальной плоскости (рис. 39), т. е. можно считать, что туловище у тушканчиков сохраняется жестким и неподвижным в той степени, которую допускает его строение, и все пропульсивные движения осуществляются за счет работы конечностей. В противоположность тушканчикам туловище у кенгуру на протяжении прыжка меняет свое положение от почти вертикального до горизонтального (Badoux, 1965). Большое сходство типа движения у животных, передвигающихся примитивным рикошетом, неподвижность туловища у тушканчиков и его подвижность у кенгуру позволяют выделить три формы бега рикошетирующих животных: примитивный, жесткий и мягкий рикошет. Одновременно для всех этих трех форм бега общим является то, что величина прыжка у животных, приспособленных к ним, целиком зависит от работы задних конечностей. Передние конечности или работают только на амортизацию толчков, или вообще исключаются из локомоторного цикла. Поэтому я объединяю млекопитающих, приспособленных к любой из форм рикошета, в одну группу животных, передвигающихся металокомоторным способом бега.

Рассмотренные типы движения не могут охватить всех путей специализации в беге многочисленной группы грызунов; если, как говорилось выше, наиболее древние грызуны, по всей вероятности, были небольшими зверьками, приспособленными к примитивному рикошетирующему прыж-

ку, то их потомки, освоившие самые разные биотопы, могли передвигаться и другими аллюрами. Часть грызунов приспосабливалась к лазанью по деревьям, в связи с чем они нередко перепрыгивали с ветки на ветку. Как указывалось выше, для точных расчетов прыжка неудобен ритм работы нервно-мышечных цепей конечностей, характерных для примитивного прикошетирующего прыжка. Поэтому при вторичном переходе лазающих животных к наземному образу жизни такие зверьки сохраняют новоприобретенный ритм работы конечностей и осваивают новый асимметричный аллюр — галоп. Переход этих вторично наземных форм к обитанию в открытых пространствах обусловливает появление приспособлений как к бегу, так и к рытью нор-убежищ. Превалирование какого-либо из этих направлений специализации зависит от выбора биотопов. Специализация в быстром беге приблизительно пропорциональна необ-

Рис. 193. Приземление персидской песчанки. Фото Г. П Гамбаряна.

ходимости в перебежках от одной норы к другой. Поэтому при сплошном растительном покрове, где временные убежища могли выкапываться близко друг от друга, глубокая специализация в быстром беге не требовалась. В этом случае необходима скорее специализация в рытье. В полупустынях же и пустынях, где в поисках корма нужно было совершать большие перебежки, появлялись высокоспециализированные бегуны. Сохранение же у них ритма работы конечностей, выработанные еще лазающими предками, привело к тому, что основным асимметричным аллюром у этих зерьков стал галоп. Приспособление к лазанью связано с активным подтягиванием туловища передними конечностями, поэтому пропульсивный толчок передних конечностей при галопе у этих животных хорошо выражен.

Изучение следов разных представителей беличьих показало, что характерный аллюр этих зверьков — галоп. Однако следовая дорожка у беличьих заметно отличается от таковой хищных, копытных и зайцеобразных. Для галопа хищников, копытных и зайцеобразных характерно то, что при повышении скорости движения увеличиваются стадии как растянутого, так и перекрещенного полета. При увеличении крутизны траектории прыжка (перепрыгивание через препятствия) у хищников, копытных и зайцеобразных возрастает обычно только стадия растянутого полета, а стадия перекрещенного полета даже уменьшается. При галопе же европейского и длиннохвостого сусликов и двух видов белок при значительных изменениях размеров стадии растянутого полета стадия перекрещенного полета остается почти без изменений (рис. 195).

Так, у обыкновенной белки стадия перекрещенного полета не изменяется по величине при возрастании стадии растянутого полета от 50 до 110 см. Только при дальнейшем увеличении прыжка начинает увеличиваться и стадия перекрещенного полета. Аналогично происходит изменение величины этих стадий у сусликов. У европейского суслика стадия перекрещенного полета не увеличивается при возрастании размеров стадии растянутого полета от 20 до 60 см. У длиннохвостого суслика стадия перекрещенного полета не меняется с возрастанием стадии растянутого полета от 20 до 90 см, и только при дальнейшем увеличении прыжка, если не происходит перепрыгивания через препятствие, несколько увеличивается. Только у тонкопалого суслика наблюдается полное сходство в типе следовой дорожки с таковой хищников, копытных и зайцеобразных. А именно, при стадии растянутого полета в 22 см стадия перекрещенного была равна 7 см, а при 40 см увеличивалась до 19 см (рис. 195).

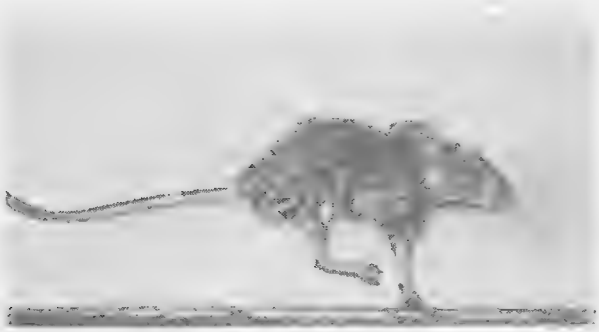


Рис. 194. Мышевидный хомячок перед приземлением на четыре ноги. Фото Р. Г. Рухкяпа.

Исследование киносъемок галопа европейского суслика (рис. 196) позволило выяснить причины указанной особенности следовой дорожки беличьих. После окончания фазы задней опоры в стадии свободного полета у европейского суслика и белки (рис. 197, 198), как и у зверьков, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, начинается занос задних конечностей вперед. Занос этот притормаживается только перед самым приземлением на передние конечности. В результате перед приземлением на передние конечности задние конечности оказываются занесенными вперед почти на равное расстояние как при малых, так и при больших прыжках. У тонкопалого суслика (рис. 199) стадия растянутого полета более выражена. Интересно отметить, что по относительной силе толчков передних и задних конечностей европейский суслик тоже приближается скорее к животным, передвигающимся примитивным рикошетирующим прыжком, а не галопом. Так, относительная сила отталкивания у суслика при прыжке 41 см была равна 2.14, а приземления — 1.09, т. е. по этим показателям он стоит ближе к песчанкам, чем к пищухе и ласке (ср. с данными табл. 3).

Исследованию изменений строения органов движения в зависимости от разных направлений специализации у беличьих посвящен ряд работ. Петерка (Peterca, 1937) попытался связать выявленные им особенности строения органов движения беличьих с особенностями их движения. Боман (Bohman, 1939) сравнивал движения белки, сурка и зайца и описывал их скелет и мышцы. На основании этого он пытался установить связь между изменением органов движения у грызунов и их приспособлением к рытью, лазанью и бегу. Оба эти автора дали лишь описание органов движения ряда животных и сведения об их образе жизни, считая, что особенности эти взаимообусловлены. Механику движения десяти видов беличьих фауны СССР исследовал А. С. Соколов (1964). Полученные

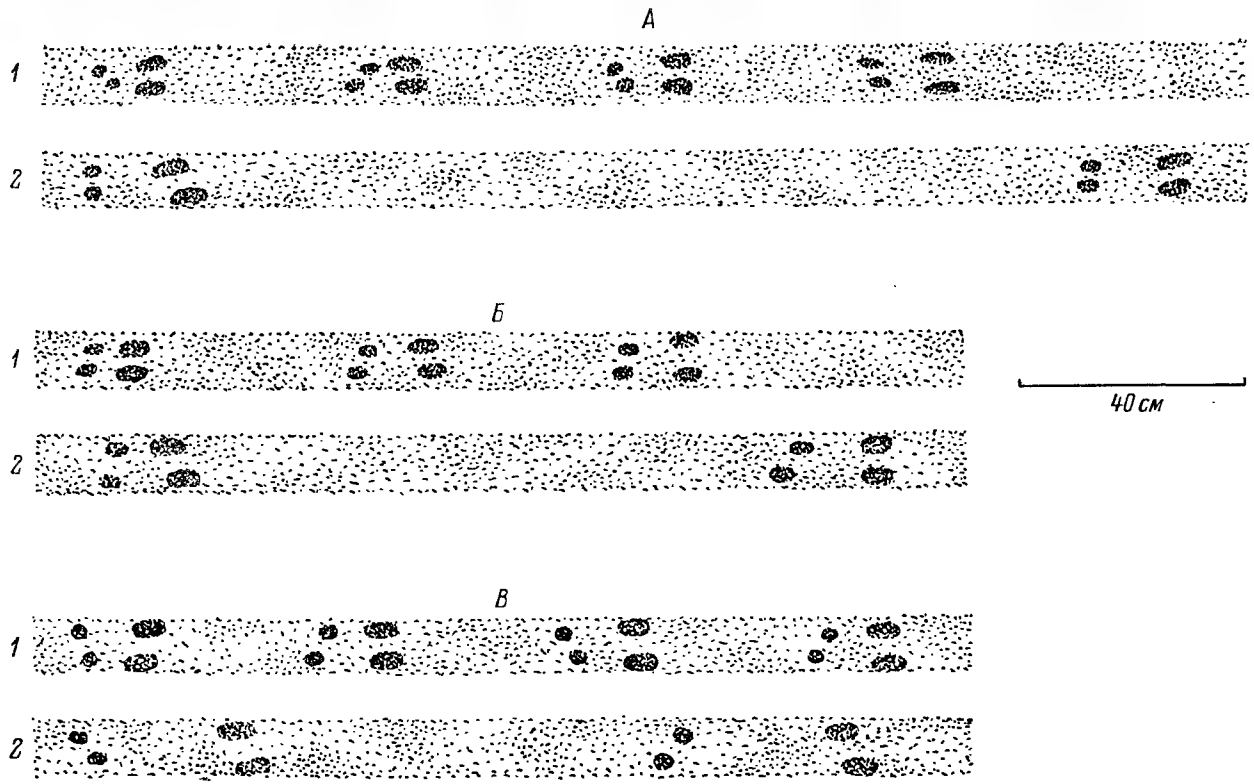


Рис. 195. Следовые дорожки беличьих.

А — Sciurus vulgaris; *Б — Citellus citellus*; *В — Spermophilopsis leptodactylus*; *1* — медленный; *2* — быстрый галоп.

им результаты мне кажутся недостаточно убедительными, поэтому данные Соколова я обсуждаю в сравнении с моими материалами.

Анализируя бег беличьих, А. С. Соколов провел киносъемку даурского и тонкопалого сусликов, белки и сурка в тредбане при близких скоростях движения ленты (около 2 м/сек.). Примерно равные и очень низкие скорости бега, имевшие место в связи с условиями опыта, по всей вероятности, и повинны в неточностях, полученных при описании механики бега. Соколов (1964) пишет: «Таким образом, прыжок у белки осуществляется по значительно более пологой траектории, чем у сусликов и сурков». В доказательство этого положения автор приводит траектории полета тела даурского суслика и белки. Траектории движущегося тела принято изображать в виде линии перемещения центра тяжести, если специально не оговаривается, перемещение какой другой точки изображает автор. Соколов такой оговорки не делает, поэтому надо полагать,

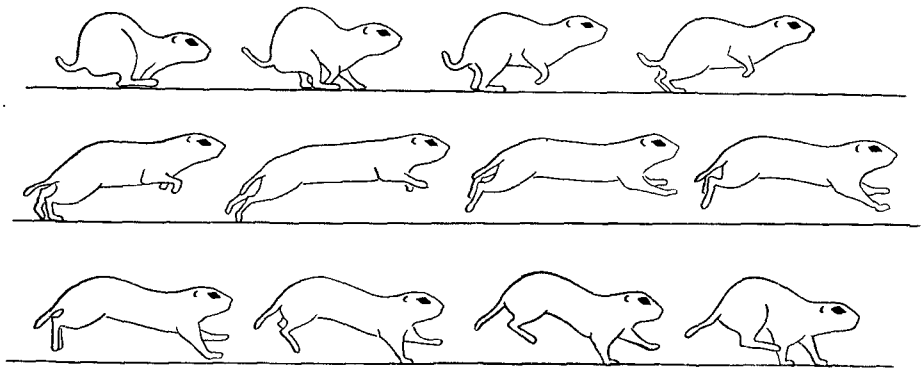


Рис. 196. Галоп европейского суслика (*Citellus citellus*).

что им приводится траектория центра тяжести. В таком случае, кроме частных ошибок, имеющих место в рассматриваемой кривой (отсутствие на кривой влияния передней и задней опоры), она ошибочна и в более существенном. Дело в том, что при равных скоростях, имевших место по условиям опыта, белка делала бо́льшие прыжки, чем суслик. Величина же стадии свободного полета прямо пропорциональна $\sin 2\alpha$ (формула *3*). Поэтому у белки траектория полета теоретически должна была быть не менее, а более крутой, чем у суслика. Проверка этого теоретического предположения была проведена путем исследования скоростей

Таблица 27

Зависимость угла вылета от скорости и величины прыжков у беличьих

Вид	Растянутая стадия полета (см) при скорости (м/сек.)					Угол вылета	Наибольшие прыжки (см)
	4.0	4.5	5.0	5.5	10.0		
Sciurus persicus	80 (3)	—	110 (2)	120 (3)	—	13—15°	285 (1)
S. vulgaris	70 (2)	85 (4)	90 (6)	140 (11)	—	12—15°	290 (2)
Citellus citellus	50 (4)	60 (7)	—	—	—	8—9°	80 (1)
C. undulatus	50 (3)	60 (6)	85 (1)	—	—	8—10°	120 (4)
Spermophilopsis leptodactylus	—	50 (1)	55 (3)	60 (4)	80 (5)	2°15′—7°	100 (1)

Примечание. В скобках приведено количество наблюдений.

Рис. 197. Отдельные моменты галопа европейского суслика. Фото Г. П. Гамбаряна.

А—Б — стадия задней опоры: *А* — начало, *Б* — конец; *В—Д* — стадия свободного полета: *В* — начало, *Г* — середина, *Д* — конец; *Е* — перекрещенный полет, переходящий в начало стадии задней опоры.

Рис. 198. Отдельные моменты галопа обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*). Фото Р. Г. Рухкяна.

А—Б — стадия задней опоры: *А* — середина, *Б* — конец; *В—Д* — стадия свободного полета: *В* — начало, *Г* — середина, *Д* — конец; *Е* — перекрещенный полет, переходящий в начало стадии задней опоры

Рис. 199. Отдельные моменты галопа тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus*). Фото Р. Г. Рухкяна.

А—Б — стадия задней опоры: *А* — начало, *Б* — конец; *В—Г* — стадия свободного полета: *В* — начало, *Г* — середина; *Д* — стадия передней опоры (начало); *Е* — перекрещенный полет, переходящий в начало стадии задней опоры.

бега и следов беличьих в природе. Мне неоднократно удавалось сочетать наблюдения по скорости бега с исследованием следовой дорожки (табл. 27). При этом выяснилось, что при перебежках по земле обыкновенная белка несется скачками 70—140 см длиной; если белка ищет корм на земле, скорость ее бега сильно замедляется и размеры прыжков тоже сокращаются. Всего мной проанализировано более 1000 циклов наземного галопа обыкновенной белки.[4] У европейского суслика даже при панических перебежках от одной норы к другой прыжки обычно не превышают 60 см. Максимальные зарегистрированные у них прыжки равны 80 см (табл. 27). У длиннохвостого суслика прыжки заметно больше, чем у европейского. При перепрыгивании через препятствие зарегистрированы даже прыжки в 120 см. При исследовании значительного количества циклов (более 1000 для тонкопалого суслика и более 700 для европейского) только

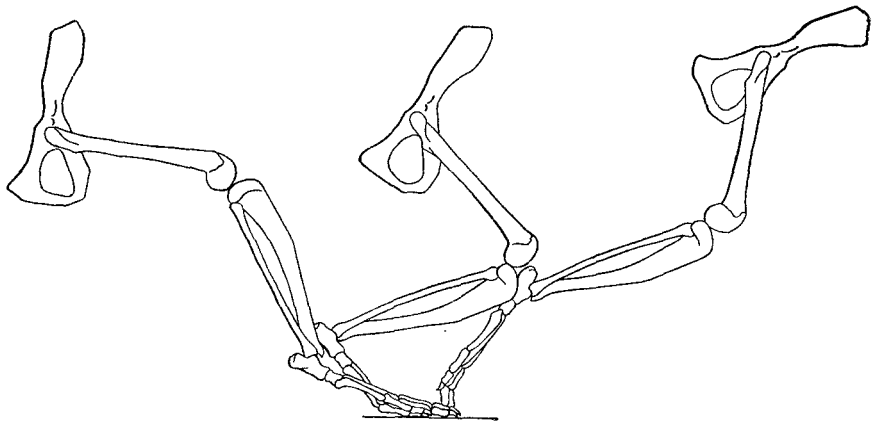


Рис. 200. Схема перемещения скелета задних конечностей в фазе опоры европейского суслика.

непосредственно около нор изредка отмечались перемещения симметричными аллюрами. Прыжки во время галопа у тонкопалого суслика очень невелики. В табл. 27 приводятся результаты только тех измерений следов, которые проводились при одновременной фиксации и скорости бега. При расчете величин угла вылета центра тяжести по промерам принималось, что начальная скорость движения центра тяжести суслика во время каждого прыжка равна средней скорости бега. При таком расчете наиболее пологая траектория наблюдается у тонкопалого суслика, а наиболее крутая — у белок. Аналогичные выводы должны быть получены, если проанализировать образ жизни беличьих. Для лазающих белок, приспособленных перепрыгивать с ветки на ветку, очень большое значение имеет возможность совершать большие прыжки. Скорость наземного бега для них уже имеет второстепенное значение. Единовременные большие прыжки выгоднее всего производить при крутой траектории (при начальной скорости прыжка в 6 м/сек. и угле вылета 45° белка может совершать прыжок в 3.5 м по горизонтали; как скорость, так и величина этого прыжка у белок приближаются к максимальным). Тонкопалый суслик приспосабливается к длительным перебежкам в открытых песках. На пути у него фактически не бывает препятствий, через которые необходимо перепрыгивать. При перебежках как для скорости

[4] Ни в одном случае не было зарегистрировано наземного передвижения симметричными аллюрами. Однако при наблюдениях в вольерах изредка замечалось использование и симметричных аллюров (рысь, шаг).

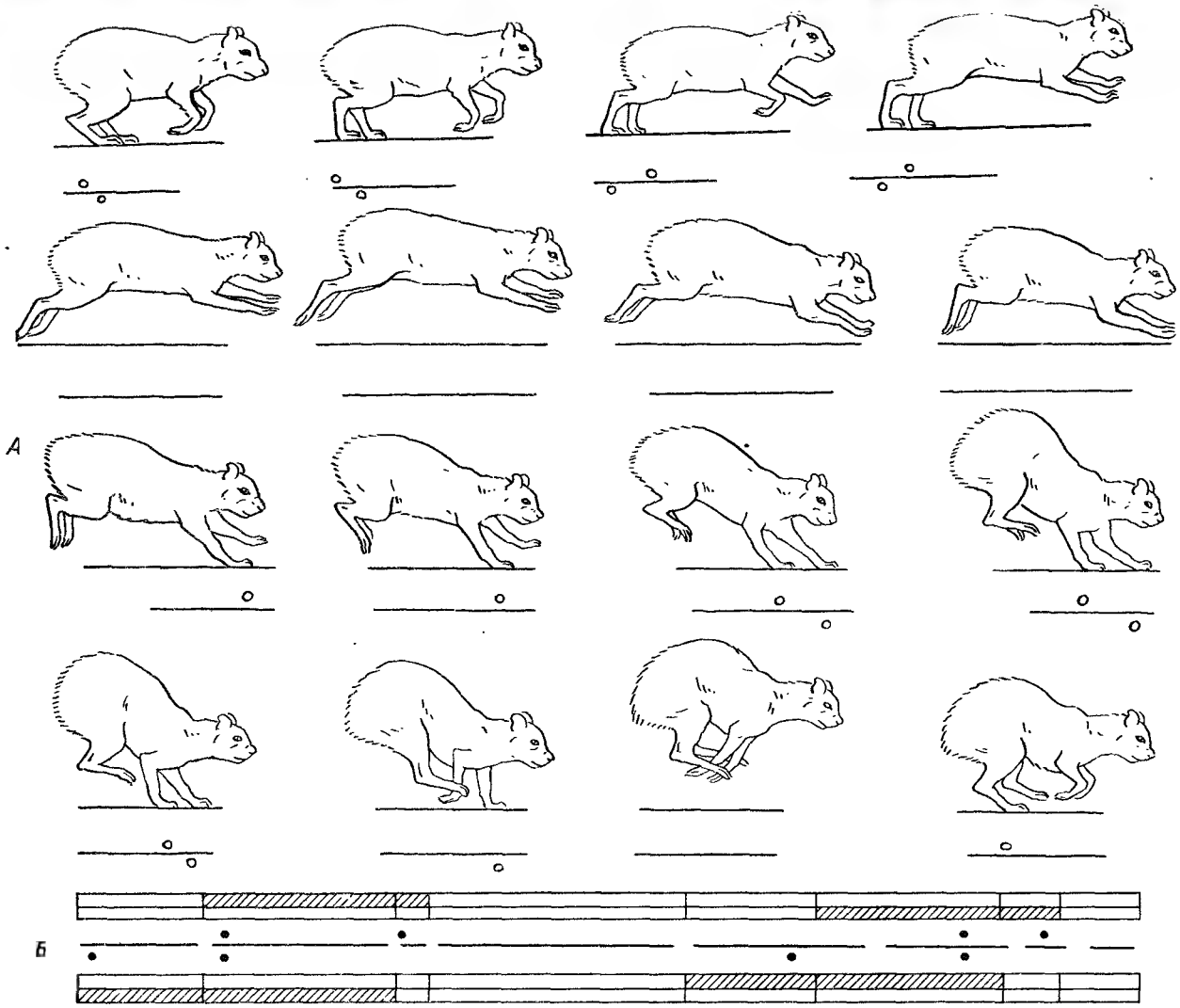


Рис. 201. Галоп агути (*Dasyprocta agouti*) (*А*) и его опорный график (*Б*).

движения, так и для экономичности бега выгоднее пологая траектория каждого прыжка (см. подробнее главу III). Суслики и сурки — жители степей с хорошо развитым травостоем. Перепрыгивание через невысокие травы вынуждает их передвигаться с траекторией бо́льшей крутизны, чем у тонкопалых сусликов. При заметно меньших скоростях бега, в среднем равных 4.0 м/сек., они прыгают на 60—65 см. При таких условиях высота их прыжка вполне достаточна для перепрыгивания через невысокий травостой. Однако бег с более экономичной пологой траекторией перемещения центра тяжести во время прыжка для них уже неприемлем. Таким образом, как непосредственное изучение отдельных представителей беличьих в природе, так и анализ требований, предъявляемых их образом жизни, позволяют считать, что при беге наименьшая крутизна траектории характерна для тонкопалого суслика и наибольшая для белок. Аналогичное впечатление получается и при просмотре фаз галопа беличьих (Соколов, 1964, рис. 9). Следовательно, как анализ схем, приведенных самим этим автором, так и материалы, полученные при исследовании следовой дорожки и скоростей бега беличьих в природе, противоречат выводам А. С. Соколова.

Рассматривая работу органов движения в цикле бега у беличьих (рис. 200), можно увидеть, что длина всего цикла зависит от работы как задних, так и передних конечностей. Кроме того, вероятно, немалое значение для увеличения цикла имеют сгибательно-разгибательные движения позвоночного столба. Фактически способ бега беличьих очень схож с таковым кошачьих и собак и может быть назван дорзомобильным дилокомоторным способом бега грызунов.

Исследование кинокадров бега (галопа) агути показывает, что у них на протяжении цикла работают только передние и задние конечности, а спина остается жесткой (рис. 201). Этим их бег сильно напоминает таковой копытных. Поэтому способ бега агути может быть назван дорзостабильным дилокомоторным способом бега грызунов.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА

Из предыдущего раздела видно, что распределение действия передних и задних конечностей, а также и позвоночного столба при беге сильно зависят у грызунов от способа и форм бега. Во время примитивного рикошетирующего прыжка передние конечности работают исключительно на амортизацию толчка, в гашении которого участвует и позвоночный столб. При двуногом рикошете как передний отдел позвоночника, так и передние конечности почти полностью исключаются из работы на амортизацию толчков. При беге беличьих и агути передние конечности обеспечивают не только амортизацию толчков, но и второй толчок, обусловливающий перекрещенную стадию полета.

Глубокое формообразующее влияние особенностей механики движения трех типов металокомоторного способа бега хорошо может быть иллюстрировано морфофункциональными особенностями позвоночного столба. Как уже говорилось, во время примитивного рикошетирующего прыжка на передний отдел позвоночного столба приходится большая амортизационная нагрузка. Жесткий рикошет обеспечивается жесткостью крестцово-поясничного отдела позвоночного столба, который испытывает наибольшие изгибающие моменты. Одновременно в этой области при жестком рикошете должна происходить и амортизация толчка, передаваемого на передний отдел тела. При мягком рикошете большая общая подвижность позвоночника обеспечивает необходимую амортизацию толчков.

Описания амортизационных цепей, выражающихся в последовательности движений суставов во время приземления, в структуре и расположении клеток костей и гиалинового хряща, строении грудной области, а также в других морфологических особенностях, связанных с амортизацией, приводятся в ряде работ (Лесгафт, 1905; Гамбарян, 1951; Гамбарян и Дукельская, 1955; Егоров, 1955; Kummer, 1959a, и др.). Поэтому в этой работе приводятся данные о строении амортизационных цепей, особенности которых можно вывести из специфики бега, присущего каждой из трех групп млекопитающих, приспособленных к разным типам металокомоторного способа бега.

Для животных, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, из амортизационных цепей наиболее характерен орган амортизации позвоночного столба (Гамбарян, 1951), состоящий из ряда эле-

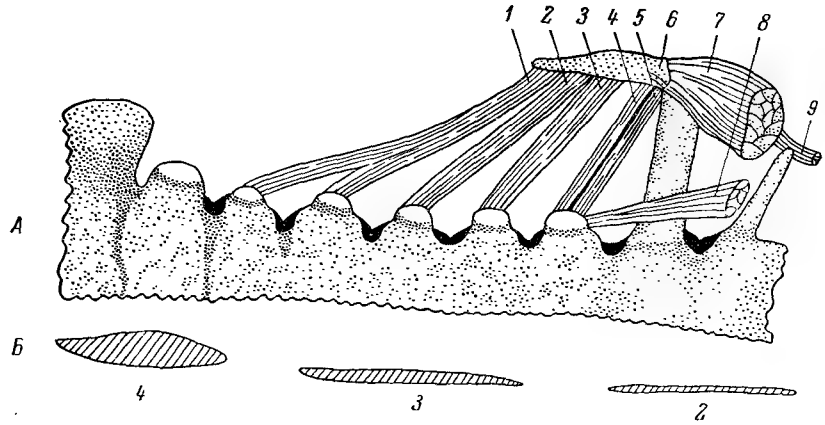


Рис. 202. Схема строения органа амортизации позвоночного столба у грызунов.

А — орган амортизации; *Б* — поперечные разрезы сухожильных тяжей; *1—4* — сухожильные тяжи от треугольной пластинки к остистым отросткам: *1* — к IV и V, *2* — к VI, *3* — к VII шейным позвонкам, *4* — к I грудному позвонку; *5* — надостистая связка; *6* — треугольная пластинка; *7* — полуостистая мышца; *8* — многораздельная мышца; *9* — надостистая связка от III ко II грудному позвонку.

ментов, объединенных в единое функциональное целое. Составными элементами органа амортизации позвоночного столба являются (рис. 202): 1) сильно развитый остистый отросток II грудного позвонка; 2) треугольная пластинка, подвижно соединенная с верхушкой остистого отростка II грудного позвонка; 3) ряд сухожильных волокон, простирающихся от вентральной поверхности треугольной пластинки к остистым отросткам I грудного и последних шейных позвонков; 4) надостистая связка, идущая по верхушкам остистых отростков грудных позвонков; 5) мышечные пучки полуостистой мышцы спины, оканчивающиеся на треугольной пластинке.

Для лучшего понимания функции и происхождения органа амортизации позвоночного столба грызунов полезно рассмотреть более общий принцип работы остистых отростков. В. Я. Бровар (1935, 1940) указывает, что остистые отростки представляют собой одну из составных частей органа жесткости позвоночного столба, работающего на сопротивление дорзальной флексии (сгибанию позвоночника). Надостистая связка — вторая составная часть этого органа жесткости. Обе части работают по принципу решетчатой балки или фермы. Ферма — это сооружение, в котором сила, стремящаяся согнуть тело, т. е. работающая на его излом, разлагается на две составляющих, одна из которых сжимает балки сжатия,

а вторая растягивает балки растяжения (рис. 98). Работа фермы иллюстрируется следующей схемой: в балке *АБ* сила *F* работает на ее излом, в ферме *АБВГ* эта же сила *F* работает на сжатие балок *АВ* и *БГ* и растяжение балки *ВГ* (рис. 98). По принципу ферм построены остистые отростки с надостистой связкой, где они представляют собой балки сжатия, а надостистая связка — балку растяжения. Такая трактовка функции остистых отростков позволила В. Я. Бровару (1935, 1940) объяснить сильное развитие остистых отростков в холке у млекопитающих, рассмотреть их роль у рыб и т. д. В последнее время аналогичную трактовку действия остистых отростков математически обосновал Куммер (Kummer, 1959а, 1959в). Требования жесткости позвоночного столба противоположны требованиям амортизации толчков и сотрясений, так как в первом случае все составные части ферм работают на уменьшение возможных изменений ее конфигурации, а во втором случае необходимо устройство, плавно меняющее свои параметры. Несмотря на это, по всей вероятности, орган амортизации позвоночного столба возникает из типичной холки, работающей как орган жесткости позвоночного столба. Доказательством такого происхождения амортизационного устройства у грызунов, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, может служить ряд форм, в котором прослеживается полный переход от типичной холки к органу амортизации позвоночного столба. Хорошим примером такого сравнительно-анатомического ряда является строение переднего отдела позвоночного столба отдельных представителей семейства хомяков. Так, у малоазийского хомяка *Mesocricetus brandti* имеется типичная холка, состоящая из ряда остистых отростков грудных позвонков с хорошо развитой надостистой связкой (рис. 203). Наиболее развит у хомяка остистый отросток II грудного позвонка; как впереди лежащие, так и расположенные сзади остистые отростки развиты несколько слабее. Остистый отросток I грудного позвонка значительно слабее II, а III и IV только немного уступают ему по размерам. Остистый отросток последнего шейного позвонка направлен вертикально, а остистые отростки грудных позвонков наклонены несколько назад. Этот наклон от I грудного позвонка увеличивается вплоть до IX—X. На верхушках остистых отростков грудных позвонков закрепляется надостистая связка (рис. 203). Эта связка наиболее развита на отрезке от последнего шейного позвонка до V—VI грудных. Такое строение переднего отдела грудной клетки может служить примером типичной холки, играющей роль органа жесткости позвоночного столба, принципиально неотличимого от аналогичных образований, описанных у копытных (Бровар, 1935, 1940). У серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) в отличие от малоазийского хомяка остистый отросток II грудного позвонка резко выступает над уровнем остистых отростков как III и последующих грудных позвонков, так и над уровнем остистого отростка I грудного позвонка (рис. 203). Кроме того, у серого хомячка по сравнению с малоазийским хомяком наклон остистого отростка III грудного позвонка назад более выражен, чем у II. В связи с этим надостистая связка, расположенная между остистыми отростками II и III грудных позвонков, заметно удлинена. Хотя надостистая связка, состоящая из фиброзной соединительной ткани, и имеет малый коэффициент упругости, ее удлинение все же позволяет в большой степени менять параметры в передней части грудной клетки. Очевидно, что описанная перестройка уменьшает жесткость области холки у серого хомячка по сравнению с малоазийским хомяком. Кроме того, на верхушке остистого отростка II грудного позвонка у серого хомячка прикрепляется фиброзное образование, по всей вероятности происходящее из несколько утолщенной части надостистой связки, первично простиравшейся между остистыми отростками I и II грудных позвонков, а в на-

стоящее время у серых хомячков прикрепляется только на остистом отростке II грудного позвонка. Это образование имеет форму простой треугольной пластинки, к которой с вентральной стороны прикрепляется ряд слабо выраженных сухожильных тяжей, простирающихся к остистым отросткам I грудного и последних двух, реже трех, шейных позвонков. Таким образом, если у малоазийского хомяка остистые отростки вместе с надостистой связкой представляют типичный орган жесткости позвоночного столба, то у серого хомячка он превращен в орган амортизации позвоночного столба в примитивном оформлении. Дальнейшее усовершенствование органа амортизации проявляется как в перестройке области за II грудным позвонком, так и перед ним. Если учесть, что этот орган, по всей вероятности, возникает совершенно независимо в разных группах грызунов, то станет понятным и некоторое различие в путях его усовершенствования. Так, изменения области позвоночного столба за вторым грудным позвонком развиваются по крайней мере двумя путями. В первом случае — песчанки, мышевидный хомячок (рис. 203) — высота остистых отростков III и IV грудных позвонков резко сокращается, что приводит к удлинению надостистой связки, а тем самым к увеличению возможности изменяться параметрам этой области. Во втором случае — мышеобразные (рис. 204) и нутрия — сокращение величины остистых отростков III и последующих грудных позвонков оказывается незначительным, однако сильно увеличивается наклон их назад. Разное направление остистых отростков II и III грудных позвонков тоже удлиняет надостистую связку и увеличивает возможную подвижность в передней части грудного отдела. В обоих случаях остистый отросток II грудного позвонка заметно увеличивается, становится вертикально направленным,

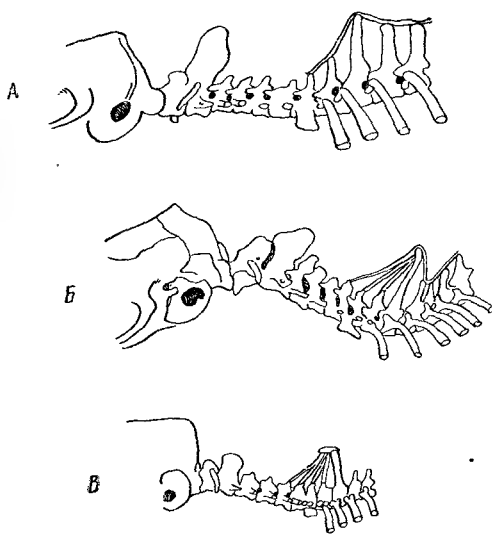


Рис. 203. Позвоночный столб в передней части грудной области и шеи у хомяковых.

А — Mesocricetus brandti; Б — Cricetulus migratorius; В — Calomyscus bailwardi.

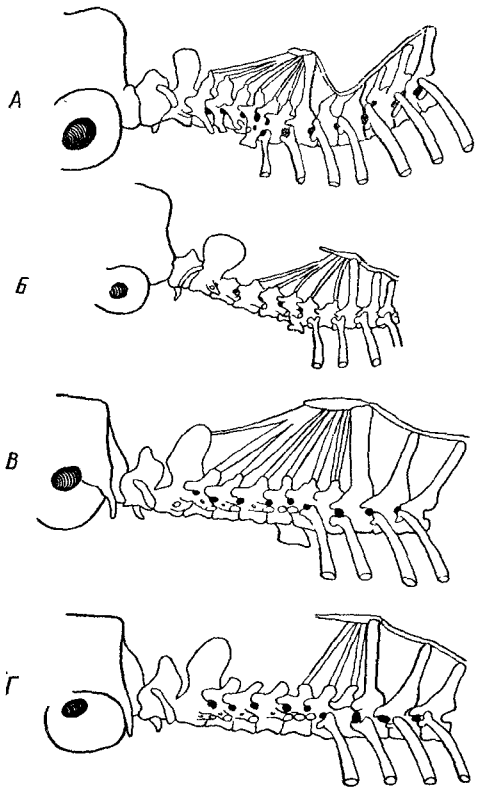


Рис. 204. Позвоночный столб в передней части грудной области и шеи у песчанок (*А*, *Б*) и мышеобразных (*В*, *Г*).

А — Meriones vinogradovi; Б — Gerbillus gleadovi; В — Rattus norvegicus; Г — Conilurus sp.

к верхушке его прикрепляется все более обособленная треугольная пластинка, от которой ко впереди лежащим остистым отросткам грудных и шейных позвонков тянутся сухожильные тяжи. У пасюка, кроме тяжей треугольной пластинки, от самого остистого отростка II грудного позвонка к остистому отростку I грудного позвонка идет надостистая связка, которая совершенно не развита у хомячков и песчанок. В результате к остистому отростку I грудного позвонка у пасюка подходят два независимых сухожильных тяжа. В наиболее совершенных случаях у пасюка от треугольной пластинки тянется до шести сухожильных тяжей.

При специализации в примитивном рикошетирующем прыжке происходит постепенное усовершенствование органа амортизации позвоночного столба, однако далее этот орган претерпевает вторичное упрощение. Ряд представителей отдельных групп грызунов, у которых наблюдается специализация в примитивном рикошетирующем прыжке, хорошо подтверждает вышесказанное. Как уже говорилось выше, у серого хомячка имеется примитивный орган амортизации позвоночного столба, строение которого довольно легко выводится из типичной холки, характерной для малоазийского хомяка. У песчанки Виноградова (*Meriones vinogradovi*) можно видеть очень совершенный орган амортизации позвоночного столба, а у более специализированной *Gerbillus gleadovi* (рис. 204) он уже вторично упрощен. То же самое можно обнаружить, исследуя представителей семейства мышеобразных. Так, у пластинчатозубой крысы (*Nesokia indica*), малоспециализированной в примитивном рикошетирующем прыжке, орган амортизации мало отличим от такового серого хомячка. У более специализированного в примитивном рикошетирующем прыжке пасюка (*Rattus norvegicus*) орган амортизации очень совершенен (рис. 202 и 204), а у *Conylurus* sp. (рис. 204), гораздо более, чем пасюк, специализированного в примитивном рикошетирующем прыжке, он вторично упрощен. Усовершенствование, а затем и вторичное упрощение органа амортизации позвоночного столба в рассмотренных выше случаях может найти свое объяснение в механике примитивного и специализированного рикошетирующих прыжков. Специализация в примитивном рикошетирующем прыжке связана с увеличением размеров прыжка. Естественно, что сила толчка, который должен амортизироваться животным, возрастает пропорционально специализации в примитивном рикошете. Однако одновременно с увеличением прыжка, увеличивается и степень заноса задних конечностей вперед. Передние конечности амортизируют толчок до тех пор, пока не приземляются и задние конечности. С увеличением заноса задних конечностей вперед уменьшается промежуток времени между приземлением передних и задних конечностей. В результате амортизация толчка распределяется все более и более равномерно между передними и задними конечностями. Кроме того, при определенной степени заноса задних конечностей вперед в стадии свободного полета в воздухе начинается перенос задних конечностей уже за счет изгиба позвоночного столба. При этом центр тяжести задней половины туловища оказывается расположенным ниже, чем передней; задние конечности даже раньше успевают приземлиться на землю и тогда, конечно, амортизационная роль передних конечностей постепенно сходит на нет. Если на начальных стадиях специализации в примитивном рикошете проявляется только удлинение самого прыжка, то в дальнейшем уменьшается и время заноса задних конечностей вперед. Так, например, *Gerbillus* может двигаться только на задних конечностях уже при длине прыжка в 25 см (Kirchshofer, 1958), в то время как персидской песчанке для этого нужен прыжок не менее 1 м, а полуденной — не менее 70—75 см. Естественно, что если вначале по мере специализации в примитивном рикошете, когда степень специализации пропорциональна величине

прыжка, орган амортизации усовершенствуется, то в дальнейшем, когда все более и более возрастает роль задних конечностей как амортизаторов, он упрощается. Одновременно с описанными выше изменениями, возникающими в грудном отделе позвоночного столба, происходят преобразования в крестцово-поясничном отделе. При этом, если в грудном отделе наблюдается постепенное усовершенствование органа амортизации с последующим его вторичным упрощением, то в крестцово-поясничной области перестройка идет только в сторону все большего совершенства. Проследить это усовершенствование амортизационного устройства крестцово-поясничной области удобнее всего, сравнивая отдельных представителей грызунов, в разной степени специализированных в примитивном

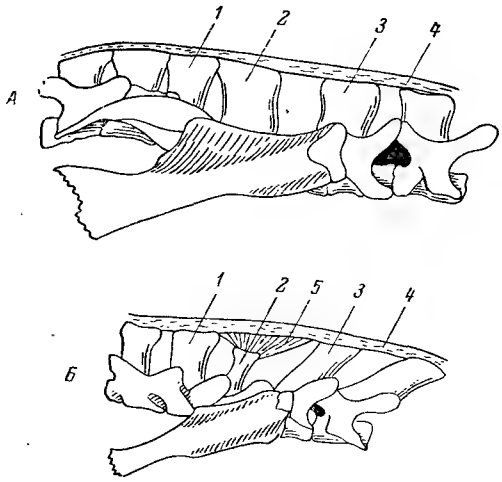


Рис. 205. Крестцово-поясничная область хомяковых.

А — Mesocricetus brandti; Б — Calomyscus bailwardi. Остистые отростки: *1* и *2* — II и I крестцовых позвонков, *3* — последнего поясничного позвонка; *4* — надостистая связка; *5* — растяжка от остистого отростка I крестцового позвонка к надостистой связке.

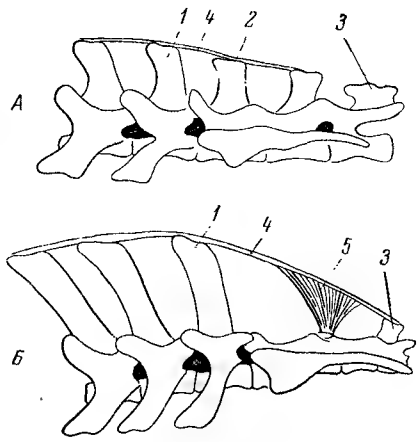


Рис. 206. Крестцово-поясничная область пасюка (*Rattus norvegicus, А*) и тушканчика (*Allactaga williamsi, Б*).

Остистые отростки: *1* — последнего поясничного, *2* — I крестцового, *3* — III крестцового позвонков; *4* — надостистая связка; *5* — сухожильная растяжка от области II крестцового позвонка к надостистой связке.

рикошетирующем прыжке. У хомяка (*Mesocricetus brandti*) остистые отростки последних поясничных и I крестцового позвонков почти равны в размерах и параллельны по направлению (рис. 205); аналогичная картина наблюдается и у серого хомячка, также находящегося на примитивном уровне приспособления к рикошетирующему прыжку. У мышевидного же хомячка (*Calomyscus bailwardi*) остистый отросток II крестцового позвонка разрастается в каудальном направлении, а последнего поясничного позвонка — в краниальном (рис. 205). При этом наблюдается заметное сокращение величины остистого отростка I крестцового позвонка; надостистая связка перекидывается непосредственно от остистого отростка II крестцового позвонка на последний поясничный. От остистого же отростка I крестцового позвонка к надостистой связке распространяется веерообразно расширяющаяся связка. Аналогичное изменение строения этой области позвоночного столба наблюдается у мышеобразных при специализации в примитивном рикошетирующем прыжке. Так, у пасюка (*Rattus norvegicus*) видно самое начало расхождения направления роста остистых отростков последнего поясничного и I крестцового позвонков (рис. 206). Однако у пасюков еще имеется краниальный наклон ости-

стого отростка I крестцового позвонка, т. е. наклон в ту же сторону, что и у остистого отростка последнего поясничного позвонка (рис. 206). У *Conilurus* sp., как и у мышевидного хомячка, наблюдается сильно выраженное расхождение направлений роста остистых отростков I крестцового и последнего поясничного позвонков. Аналогично происходит и сокращение длины остистого отростка I крестцового позвонка и перебрасывание надостистой связки с остистого отростка последнего поясничного ко II крестцовому позвонку. Такое расхождение направления роста остистых отростков и постепенная редукция остистого отростка I крестцового позвонка имеют двойную пользу. С одной стороны, всякая соединительная ткань, в том числе и малорастяжимая фиброзная ткань надостистой связки, обладает некоторой упругостью, поэтому с увеличением длины надостистой связки возрастает и возможность сгибательно-разгибательных движений в крестцово-поясничной области. С другой стороны, несмотря на увеличенные возможности сгибательно-разгибательных дви-

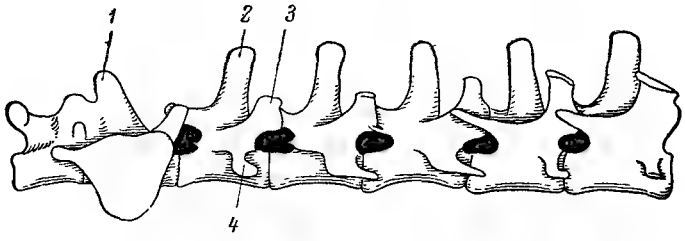


Рис. 207. Крестцово-поясничная область кенгуру (*Macropus rufus*).

1 — остистые отростки крестцового; *2* — последнего поясничного позвонков; *3* — суставной отросток; *4* — поперечнореберный отросток.

жений в этой области, предел их остается довольно ограниченным, так как два остистых отростка с малорастяжимой надостистой связкой представляют собой все же ферму жесткости.[5]

При специализации в жестком рикошете, с одной стороны, необходимо приспособление, максимально повышающее жесткость крестцово-поясничного отдела позвоночного столба, с другой — очень большие изгибающие нагрузки, возникающие при стремительных и больших прыжках, требуют улучшения амортизационных свойств этой области. Естественно, что описанный выше процесс повышения амортизационной роли крестцово-поясничной области у животных, приспособленных к жесткому рикошету, должен получить дальнейшее развитие. Вследствие этого у тушканчиков (рис. 206) наблюдается заметное увеличение остистых отростков последних поясничных позвонков. Одновременно они располагаются с заметным наклоном вперед, причем остистый отросток предпоследнего поясничного позвонка наклонен вперед больше, чем последний. В связи с этим удлинение надостистой связки наблюдается не только между поясницей и крестцом, но и в каудальной части самой поясницы. В крестце редуцируются первые два, иногда три остистых отростка, а надостистая связка растягивается между последним поясничным и III или IV крестцовыми позвонками. От первых двух или трех остистых отростков крестцовых позвонков к этой связке протягиваются веерообразные сухожильные тяжи. Эти тяжи в покое обеспечивают частичный

[5] Жесткость связана с повышением резкости, амортизация — с уменьшением резкости толчка, и тем не менее прогрессивное усовершенствование органа жесткости поясничного отдела позвоночника связано с улучшением и амортизационных его свойств.

прогиб надостистой связки, а при прыжках играют роль растяжки (подробнее принцип растяжки рассмотрен в главе III). В связи с этим улучшаются условия амортизации крестцово-поясничной области (увеличиваются пределы упругого растяжения), а кроме того, увеличиваются и условия жесткости, так как натяжение этих веерообразных тяжей приводит к возрастанию сопротивления надостистой связки на выпрямление, пропорционального тангенсу угла прогиба в месте прикрепления связок, идущих от остистых отростков I и II крестцовых позвонков к надостистому сухожилию.

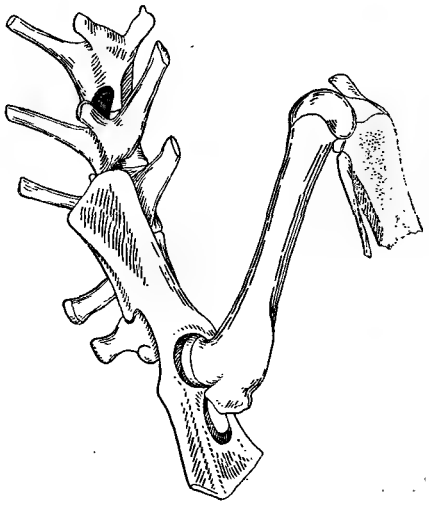


Рис. 208. Крестцово-поясничная область сумчатого барсука (*Perameles* sp.).

При специализации в мягком рикошете строение крестцово-поясничного отдела в противоположность изменениям, связанным со специализацией в жестком рикошете, развивается путем увеличения подвижности пояснично-крестцовой области позвоночного столба. Так, у кенгуру остистые отростки последних поясничных и первых крестцовых позвонков невелики, сужаются к верхушке, направлены параллельно друг другу (рис. 207). Надостистая связка в этой области отсутствует, хорошо развита межостистая мышца, почти полностью редуцировавшаяся у тушканчиков. Наличие легко растяжимой мышцы вместо трудно растяжимой фиброзной надостистой связки дает возможность производить большие по размаху сгибательно-разгибательные движения в крестцовопоясничном отделе позвоночного столба.

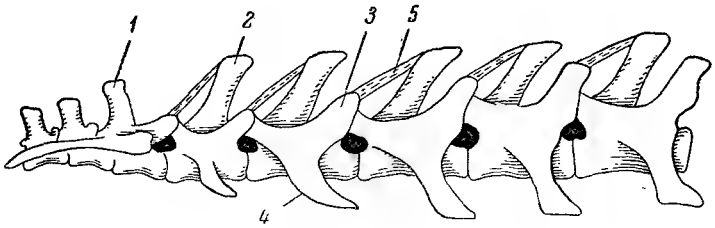


Рис. 209. Крестцово-поясничная область агути (*Dasyprocta agouti*).

1 — остистые отростки I крестцового, *2* — последнего поясничного позвонков; *3* — краниальный суставной отросток; *4* — поперечно-реберный отросток; *5* — сухожильное зеркало от суставного к остистому отростку.

Интересно отметить, что у *Perameles* — представителей другой высокоспециализированной к двуногому рикошету группы сумчатых, скелет крестцово-поясничной области (рис. 208) по структуре и форме скорее напоминает таковой тушканчиков, чем кенгуру. Поэтому можно предположить, что сумчатые специализировались не только в мягком, но и в жестком рикошете.

Грудной отдел позвоночного столба беличьих и агути образует типичную холку, в которой остистые отростки увеличиваются в размерах от I к III—IV позвонкам, а затем вновь уменьшаются по направлению

к пояснице. Верхушки остистых отростков поясничных позвонков сильно расширены в передне-заднем направлении, особенно у некоторых сусликов. Тем не менее благодаря относительно небольшим размерам остистых отростков вертикальные изгибы позвоночного столба в этой области у беличьих ограничены не жестко. Жесткость позвоночного столба агути обеспечивается, по-видимому, не только разрастанием остистых отростков, но и действием межостистых мышц. Из специальных образований, увеличивающих жесткость позвоночного столба агути, нужно упомянуть сильно развитые суставные отростки, верхние концы которых оказываются почти на уровне верхушек остистых отростков. Связки между суставными и остистыми отростками, соединяющие два рядом расположенные поясничные позвонка, сильно ограничивают как вертикальные, так и боковые изгибы позвоночника (рис. 209). По-видимому, это своеобразное устройство обеспечивает достаточную, аналогичную таковой у копытных жесткость спины у агути.

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ В СВЯЗИ С ПРИСПОСОБЛЕНИЕМ ГРЫЗУНОВ И КЕНГУРУ К РАЗНЫМ СПОСОБАМ И ФОРМАМ БЕГА

Приспособление к металокомоторному способу бега

Как указывалось выше, задние конечности выполняют основную локомоторную функцию при всех трех формах металокомоторного способа бега. Поэтому по мере повышения специализации в беге они должны обеспечивать увеличение скорости и длины прыжков. Как для скорости бега, так и для больших прыжков выгодно удлинение конечностей (табл. 28). Влияние специализации в беге на удлинение сегментов конечностей хорошо прослеживается во многих группах грызунов. Анализируя данные табл. 26 и сведения по биологии грызунов, приведенные в первом разделе этой главы, а также используя литературные сведения по биологии не исследованных мною форм, можно дать приблизительную оценку в шестибалльной системе степени специализации в разных типах рикошета у грызунов и кенгуру (табл. 28). Из всех четырех исследованных групп грызунов взяты как малоспециализированные в беге формы, оцениваемые баллом 1, так и более специализированные. Только в группе песчанок различия в степени специализации в беге крайних форм заметно меньше, чем в других группах. Тем не менее сравнение представителей всех этих форм, составляющих анатомические ряды, позволяет судить о направлении, в котором изменяются соотношения длин сегментов конечностей в связи со специализацией в беге. Эти изменения достаточно четко проявляются даже у песчанок.

Так, например, если сравнить индексы сегментов конечностей у отдельных представителей подсемейства *Cricetinae*, то окажется, что у мышевидного хомячка (*Calomyscus bailwardi*) по сравнению с джунгарским хомячком (*Phodopus sungorus*) индекс стопы увеличивается в 1.80 раз, голени — в 1.31 раза, а бедра — в 1.22 раза, так что общая длина конечности увеличивается в 1.41 раза. По глубине специализации в беге средние хомяки *Mesocricetus raddei* и *Mesocricetus brandti* очень близки к джунгарскому хомячку. Скорость бега этих трех видов *Cricetinae* достигает 2.0, максимум 2.5 м/сек. В связи же с бо́льшими общими размерами средних хомяков увеличивается и абсолютная длина их конечностей, что ведет к относительному уменьшению средней силы, которая должна развиваться у этих хомяков по сравнению с джунгарским. Поэтому как по показателям голени, так и стопы джунгарские хомячки оказываются более измененными, чем средние хомяки. Различия в глубине специа-

Таблица 28

Изменения соотношений длин сегментов конечностей, зависящие от специализации в разных формах рикошетирующего прыжка у млекопитающих (длины сегментов в % к сумме длин поясничного и грудного отделов позвоночного столба)

Вид	Относительные размеры								Степень специализации (в шестибалльной оценке)
	бедро (а)	голень (б)	стопа (в)	сумма (а+б+в)	плечо (г)	луч (д)	кисть (е)	сумма (г+д+е)	
Mesocricetus raddei	40.2	36.5	26.2	102.9	32.9	28.1	18.0	79.0	1
M. brandti	39.0	34.6	23.6	97.2	32.0	30.0	15.6	77.6	1
Phodopus sungorus	38.2	45.7	31.6	115.5	33.6	36.6	20.7	90.9	1
Cricetulus migratorius	39.6	44.0	35.3	118.9	34.4	33.6	18.7	86.7	2
Calomyscus bailwardi	46.6	59.7	56.9	163.2	33.6	36.0	23.7	93.3	3—4
Nesokia indica	33.7	40.2	37.8	111.7	30.0	27.3	21.4	78.7	1
Rattus norvegicus	41.0	44.3	40.2	125.5	29.0	26.2	18.0	73.2	2
Conilurus sp.	50.2	81.3	78.8	210.3	27.4	33.2	21.3	81.9	4—5
Meriones blackleri	41.0	51.0	46.6	138.6	—	—	—	—	3—4
M. vinogradovi	42.0	51.0	45.2	138.2	—	—	—	—	3
M. persicus	41.8	51.8	46.9	140.5	—	—	—	—	3—4
M. meridianus	41.0	52.0	48.6	141.6	29.0	30.0	18.0	77.0	3—4
Gerbillus gleadovi	41.6	68.4	76.8	186.8	29.2	36.0	27.0	92.2	4—5
G. pyramidum	43.0	71.0	79.6	193.6	30.2	37.3	28.0	95.5	4—5
Sicista betulina	34.2	45.8	52.3	132.3	27.1	31.0	26.5	84.6	1
Pygerethmus plathyurus	53.8	78.3	85.7	217.8	25.0	31.2	15.6	71.8	5
Alactagulus acontion	56.2	81.3	97.6	235.1	23.1	25.9	15.6	64.6	6
Allactaga elater	64.0	95.0	112.5	271.5	25.0	30.5	19.5	75.0	6
A. jaculus	56.2	81.3	97.6	235.1	23.1	25.9	15.6	64.6	6
Eremodipus lichtenschteini	57.0	84.5	98.0	239.5	23.8	31.4	15.7	70.9	6
Macropus bennetti	44.0	68.2	52.5	164.7	28.2	37.0	13.4	78.6	6
M. rufus	47.5	77.5	56.8	181.8	29.4	35.8	14.2	79.4	6
M. agilis	52.2	83.5	72.0	207.7	29.6	37.5	—	—	6

лизации в беге у песчанок заметно меньше, чем у хомяков. Отдельные виды рода *Meriones* фактически по своей специализации в рикошетирующем прыжке не намного менее изменены, чем *Gerbillus pyramidum*. Тем не менее у *Gerbillus pyramidum* по сравнению хотя бы с персидской песчанкой (*Meriones persicus*) стопа увеличена в 1.82 раза, голень — в 1.46 раза, бедро — в 1.12 раз, а относительная длина всей конечности — в 1.59 раза. Заметно бо́льшая разница в глубине специализации в рикошетирующем прыжке наблюдается у отдельных видов сем. *Muridae*, среди которых *Nesokia indica* передвигается примитивным рикошетирующим прыжком с наименьшими по величине прыжками, а *Conilurus* sp. фактически почти переходит к двуногому рикошету. Поэтому и степень различия между *Conilurus* sp. и пластинчатозубой крысой заметно больше, чем между *Cricetinae* и *Gerbillinae*. Стопа у *Conilurus* sp. возрастает в 2.08 раза, голень — в 2.03 раза, бедро — в 1.49 раза, а общая длина конечности — в 1.89 раза по сравнению с *Nesokia indica*.

Наибольшие различия в глубине специализации в рикошетирующем прыжке из числа животных, приведенных в табл. 28, наблюдаются среди представителей семейства *Dipodidae*, где для мышовок характерен малодифференцированный примитивный рикошетирующий прыжок, а пяти- и трехпалые тушканчики оказываются одними из наиболее специализированных в двуногом рикошете форм грызунов. Поэтому не удивительно, что у малого тушканчика (*Allactaga elater*) по сравнению с мышовкой (*Sicista betulina*) стопа увеличена в 2.15 раза, голень — в 2.07 раза, бедро — в 1.54 раза, а общая относительная длина конечности больше в 2.04 раза.

Интересно отметить, что у высокоспециализированных в мягком двуногом рикошете кенгуру относительные размеры стопы заметно меньше таковых тушканчиков, а индексы голени иногда, наоборот, больше. Индексы бедра у кенгуру тоже меньше, чем у тушканчиков.

Общая тенденция к удлинению сегментов задних конечностей при специализации во всех типах рикошетирующего прыжка проявляется почти аналогично во всех систематических группах млекопитающих, перечисленных в табл. 28. При этом у мелких животных (*Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Muridae*, *Dipodidae*) в первую очередь удлиняется стопа, а у кенгуру — голень. При общей выгодности удлинения задних конечностей (формула *9*), казалось бы, безразлично, за счет какого сегмента оно произойдет. Однако концентрация силовых мышечных групп на

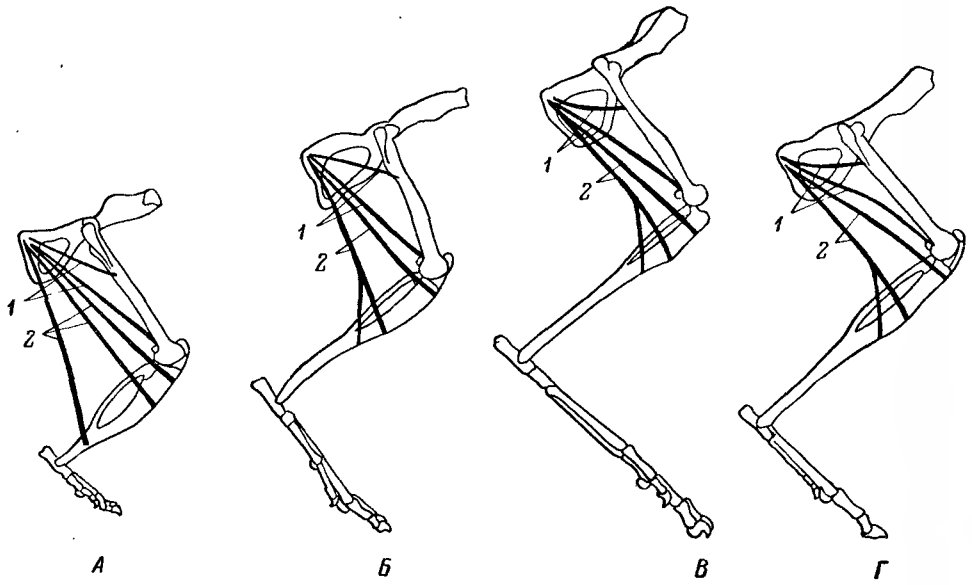


Рис. 210. Силовой и скоростной типы конечностей у рикошетирующих животных.

А — силовой тип конечности малоазийского хомяка (*Mesocricetus brandti*); *Б* — промежуточный тип конечности пасюка (*Rattus norvegicus*); *В*, *Г* — скоростной тип конечности: *В* — тушканчика (*Allactaga williamsi*), *Г* — кенгуру (*Macropus rufus*); *1* — короткие заднебедренные, *2* — длинные заднебедренные мышцы.

проксимальном сегменте конечности в области бедренной кости при удлинении дистальных сегментов приводит к лучшему использованию рычагов конечности для повышения скорости движения, так как при этом конечность работает по принципу рычага скорости. В фазе опоры конечность вращается вокруг точки опоры, и если изобразить скелет конечности хомяка, тушканчика и кенгуру (рис. 210) с приравненной длиной бедра, то видно, что места приложения силы основных мышц — разгибателей тазобедренного и коленного суставов — у хомяка расположены близко от опоры, а у тушканчиков далеко. Таким образом, из приведенного рисунка следует, что у тушканчика скелет задних конечностей более всего отвечает работе рычагов, выигрывающих в скорости. У кенгуру в связи с меньшими относительными размерами стопы задняя конечность в меньшей мере, чем у тушканчиков, работает по принципу рычагов скорости.

Как указывалось выше, при увеличении массы тела сильно возрастают нагрузки на излом стопы. Возрастание этих нагрузок происходит пропорционально увеличению длины стопы и массы тела. Поэтому у гигантского кенгуру, масса тела которого относительно очень велика, должно было произойти вторичное сокращение длины стопы. Аналогичное изменение

длины стопы, обусловленное увеличением массы тела, наблюдается у парно-, непарнокопытных и хищников, о чем говорилось выше.

Большая разница в абсолютных размерах животных между исследованными кенгуру и грызунами приводит к тому, что простое сравнение относительных размеров сегментов конечностей становится недостаточным при оценке их приспособительных изменений. Разница в абсолютных скоростях бега и величинах прыжков у этих животных вовсе не пропорциональна увеличению их абсолютных размеров (вес и длина конечностей и тела), что хорошо иллюстрируется также индексом прыжка (табл. 26). Однако подмеченное влияние увеличения массы тела на относительные размеры стопы хорошо подтверждается и при учете абсолютных показателей. По весу кенгуру в 350 и более раз превышают тушканчиков (табл. 26). Разница же в абсолютной длине прыжка у этих животных только пятикратная, а в длине конечностей — десятикратная. Если учесть, что сила, развиваемая конечностью при прыжке, уменьшается пропорционально увеличению длины конечности и увеличивается пропорционально массе тела, то нагрузки на конечность должны у кенгуру увеличиваться по сравнению с таковыми тушканчиков по крайней мере в 100 раз.

Работа передних конечностей у грызунов, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, только на амортизацию толчка создает особые условия, влияющие на изменение длин их сегментов. Средняя сила амортизации (стр. 67) изменяется обратно пропорционально продолжительности фазы приземления на передние конечности. Продолжительность этой фазы отчасти зависит от длины конечности, так как с увеличением размеров сегментов скелета передних конечностей возрастает длина пути, проходимого центром тяжести животного в фазе приземления на передние конечности. Все исследованные грызуны, приспособленные к примитивному рикошетирующему прыжку, приземляются или на кончики пальцев, или, что встречается гораздо чаще, на основание кисти при вытянутых вперед передних конечностях. При этом уступающее разгибание кистепредплечного и сгибание локтевого суставов позволяет животному плавно менять направление движения центра тяжести с наклонного, спускающегося вниз, к горизонтальному и даже к направленному вверх. Аналогичное амортизационное значение имеет опускание тела животного между конечностями при растяжении грудных и вентральных зубчатых мышц. Так как тело опускается между плечевыми суставами, его сгибание несущественно для амортизации толчков. Поэтому можно ожидать, что специализация в примитивном рикошетирующем прыжке отразится на некотором удлинении кисти (у тех зверьков, у которых приземление совершается на кончики пальцев) и удлинении предплечья (у тех видов, у которых приземление совершается на кисть). И, действительно, если сравнить мышевидного хомячка с остальными представителями *Cricetinae*, то у него в первую очередь удлиняется кисть, а затем предплечье. У *Conilurus* sp. по сравнению с другими *Muridae* увеличено предплечье, а у *Gerbillus pyramidum* по сравнению с другими песчанками — как предплечье, так и кисть. Относительные размеры сегментов скелета передних конечностей у приспособленных к двуногому рикошету (жесткому и мягкому) млекопитающих фактически мало отличаются от таковых малоспециализированных в беге грызунов (табл. 28). Поэтому широко распространенное мнение о редукции передних конечностей, связанной с переходом к двуногому рикошету, должно считаться основанным на недоразумении. Мне кажется, что такое недоразумение возникло вследствие формального сравнения скелета передних конечностей со скелетом задних переразвитых конечностей.

Приспособление к дилокомоторному дорзостабильному и дорзомобильному способам бега у грызунов

Приспособление к быстрому бегу у агути (до 60 км/час) и у тонкопалого суслика (до 40 км/час), с одной стороны, и к большим прыжкам у белок (до 3.0 м по горизонтали) — с другой, приводят к увеличению длины сегментов их конечностей (табл. 29).

Таблица 29

Изменение соотношений длин сегментов задних и передних конечностей при специализации в билокомоторных дорзостабильном и дорзомобильном способах бега у грызунов (в % к сумме длин поясничного и грудного отделов позвоночного столба)

Вид	Относительные размеры								Способы и формы дилокомоторного бега, степень специализации в беге	
	бедро (а)	голень (б)	стопа (в)	сумма (а+б+в)	плечо (г)	луч (д)	кисть (е)	сумма (г+д+е)		
Dasyprocta agouti	37.1	43.4	43.8	124.3	31.4	27.6	18.0	77.0	Дорзостабильный, скоростная	высокоспециализированные
Sciurus vulgaris	46.5	52.3	51.8	150.6	34.4	32.0	29.3	95.7	Дорзомобильный, прыжковая	высокоспециализированные
S. persicus	43.5	47.0	48.0	138.5	32.3	30.2	28.7	91.2	Дорзомобильный, прыжковая	высокоспециализированные
Spermophilopsis leptodactylus	44.8	46.7	48.2	139.7	32.2	29.4	28.2	89.8	Дорзомобильный, скоростная	высокоспециализированные
Citellus undulatus	35.0	35.8	34.6	105.4	28.5	24.0	19.4	71.9	Дорзомобильный, малоспециализированные	
C. pygmaeus	34.7	34.4	32.0	101.1	31.0	29.2	18.8	79.0	Дорзомобильный, малоспециализированные	
C. relictus	34.5	33.8	32.8	101.1	26.8	23.9	19.2	69.9	Дорзомобильный, малоспециализированные	
C. citellus	34.5	33.1	30.4	98.0	27.6	24.0	21.0	72.6	Дорзомобильный, малоспециализированные	
Marmota bobac	37.6	37.2	34.2	109.0	37.0	29.6	22.0	88.6	Дорзомобильный, малоспециализированные	
M. camtschatica	37.8	37.6	35.4	110.8	34.1	27.8	24.9	86.8	Дорзомобильный, малоспециализированные	

Перепрыгивание на далеко расположенную ветку позволяет белкам быстро оторваться от преследователей, в связи с чем они приспосабливаются к большим прыжкам. Сохранение этого типа локомоции при беге на земле приводит к передвижению большими прыжками с крутой траекторией[6] перемещения центра тяжести. Бег же в открытых пространствах, к которому приспособлены тонкопалые суслики, наоборот, приводит к пологому перемещению центра тяжести при каждом прыжке. Однако как при скоростном беге с пологой траекторией, так и из-за приспособления к единичным прыжкам с крутой траекторией возникает удлинение конечностей; в том и в другом случае оно выгодно (формулы *6* и *9*).

У обыкновенной белки по сравнению с тонкопалым сусликом относительная длина конечностей больше, а скорость бега (табл. 27) меньше. Аналогичные случаи рассматривались выше и на примерах млекопитающих других групп. Так, скорость бега у копытных и зайцеобразных, обитающих в лесу и кустарниках, меньше, чем у близких им видов — обитателей открытых пространств. Относительная же длина конечностей меньше у жителей открытых пространств. Причина такого различия в относительной длине сегментов конечностей у копытных и зайцеобразных совпадает с причиной, определяющей соотношение этих сегментов у беличьих. У копытных и зайцеобразных — жителей лесов, как и у белок, при беге прыжки совершаются по более крутой траектории, чем у жителей открытых пространств.

[6] По наблюдениям О. В. Егорова (устное сообщение), перебежки по рыхлому снегу у якутских белок совершаются по настильной траектории.

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МЫШЦ КОНЕЧНОСТЕЙ В СВЯЗИ СО СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ ГРЫЗУНОВ И КЕНГУРУ В РАЗНЫХ ФОРМАХ И СПОСОБАХ БЕГА

Приспособление к разным формам металокомоторного способа бега

Общий характер работы мышц на сгибательно-разгибательные движения в суставах задних конечностей аналогичен у всех млекопитающих. Специализация в примитивном и двуногом рикошете в первую очередь выражается в изменении соотношений и структуры мышц задних конечностей. Основная нагрузка на эти мышцы ложится в фазе опоры. Из мышц задних конечностей наибольшую нагрузку несут разгибатели тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. Односуставные мышцы этих групп (короткая заднебедренная и ягодичная из разгибателей тазобедренного и разгибателей коленного суставов) претерпевают уступающее растяжение в подготовительный период и активно сокращаются в разгонный период фазы задней опоры. Действие двусуставных

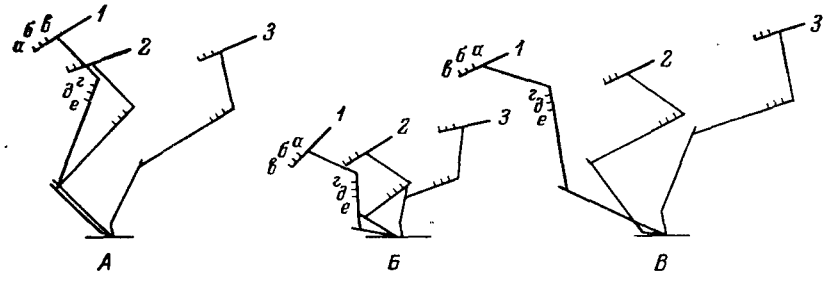


Рис. 211. Схема движения скелета задних конечностей рикошетирующих млекопитающих на протяжении фазы опоры.

А — кенгуру; *Б* — пасюк; *В* — тушканчик; *1* — начало. *2* — середина, *3* — конец фазы опоры; *а, б, в* — гипотетические точки начала мышц на седалищной кости; *г, д, е* — гипотетические точки окончания мышц на голени.

мышц более сложно. Работа длинных заднебедренных мышц зависит от мест ее прикрепления на крестце и тазе, с одной стороны, и на голени — с другой, а также от характера сгибательно-разгибательных движений в коленном и тазобедренном суставах. Действие икроножных мышц зависит от места их прикрепления на бедре, от длины пяточного бугра и от сгибательно-разгибательных движений в коленном и голеностопном суставах. К сожалению, отсутствие данных по движению в фазе опоры для всех исследованных сумчатых и грызунов приводит к необходимости ограничиться представителями, приспособленными к каждой из форм металокомоторного способа бега. В качестве типичных примеров животных, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, взят пасюк (*Rattus norvegicus*), к жесткому рикошету — тушканчик (*Allactaga williamsi*), к мягкому рикошету — кенгуру (*Macropus rufus*). Изобразив схему движения скелета конечностей этих животных в фазе опоры, наметим на прямой, соответствующей седалищной кости, три точки, находящиеся на разном расстоянии от тазобедренного сустава (рис. 211, *а*, *б*, *в*). На голени также поставим три точки, спускающиеся дистально от коленного сустава (рис. 211, *г*, *д*, *е*).

Расположение этих точек представляет собой три гипотетические варианта прикрепления длинных заднебедренных мышц на седалищной кости и на голени. Соединение этих точек во всех вариантах позволяет представить себе зависимость условий работы моделей мышц от переме-

щения их начала и конца у представителей, приспособленных к трем формам металокомоторного способа бега. Принимая за 100% размеры гипотетических длинных заднебедренных мышц в конце подготовительного периода (рис. 211, *2*), можно проследить зависимость между положением точек прикрепления их на седалищной кости и голени и изменением длины этих мышц на протяжении фазы опоры (табл. 30).

Таблица 30

Длины «условных длинных заднебедренных мышц» в разные моменты фазы опоры (в % к их длине в среднем положении *2* по схеме, данной на рис. 211)

Вид	Положение скелета	Сочетание условных точек								
		а			*б*			*в*		
		г	*д*	*е*	*г*	*д*	*е*	*г*	*д*	*е*
Rattus norvegicus	*1*	109	122	134	107	120	133	106	117	130
	3	100	112	123	90	102	112	83	92	101
Allactaga williamsi	*1*	111	124	133	113	125	135	114	125	138
	3	98	106	112	92	98	103	87	92	97
Macropus rufus	*1*	103	109	111	100	106	108	100	103	108
	3	95	100	101	88	93	95	84	88	90

Примечание. Буквенные и цифровые обозначения см. в подписи к рис. 211.

В подготовительном периоде длина мышц во всех вариантах схем для приведенных трех видов сокращается или остается неизменной (табл. 30, *1*). Самое значительное уменьшение длины наблюдается у мышц, оканчивающихся относительно дистально на голени (табл. 30, *а—е*, *б—е*, *в—е*). У крысы они укорачиваются на 30—34%, у тушканчика — на 33—38%, у кенгуру — на 8—11%. В этот же период мышцы, оканчивающиеся на голени проксимально (табл. 30, *а—г*, *б—г*, *в—г*), укорачиваются у крысы только на 6—9%, у тушканчика — на 11—14%, а у кенгуру — на 0—3%.

В разгонный период фазы опоры у всех видов, приведенных в табл. 30, продолжают укорачиваться мышцы, оканчивающиеся на голени проксимально. Что касается мышц, оканчивающихся на голени дистально, то они или удлиняются, или укорачиваются незначительно. У крысы удлиняются на 1—23%, у тушканчика — на 3—12% мышцы, начинающиеся ближе к тазобедренному суставу (*а—е*, *б—е*), а мышцы, начинающиеся наиболее далеко от него (*в—е*), укорачиваются на 3%. У кенгуру удлиняются всего на 1% только мышцы, начинающиеся наиболее близко от тазобедренного сустава (*а—е*), а остальные укорачиваются на 5—10%.

Таким образом, рассматривая на модели удлинение и сокращение длинных заднебедренных мышц на протяжении фазы опоры в зависимости от изменения мест их прикрепления на седалищной кости и голени, можно судить о наиболее выгодных условиях работы отдельных компонентов этой группы у животных, приспособленных к трем формам рикошета. Выгодными условиями работы этих мышц, как говорилось выше (стр. 128), оказываются небольшие изменения их длины в подготовительном периоде и продолжение укорочения в разгонном периоде фазы опоры.

Как видно из табл. 30, для всех трех видов наиболее соответствуют этим условиям мышцы, оканчивающиеся проксимально на голени (*а—г*, *б—г*, *в—г*). Естественно поэтому ожидать, что при специализации в беге будет происходить перемещение окончания длинных заднебедренных

мышц проксимально по голени. И, действительно, при сравнении мало- и глубокоспециализированных форм в отдельных группах грызунов (*Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Muridae*, *Dipodidae*, *Dipodomyidae*) видно, что по мере специализации в беге у них замечается перемещение окончания длинных заднебедренных мышц проксимально по голени (рис. 212, 213).

У кенгуру, как видно из табл. 30, выгоднее всего действие мышц, начинающихся каудально по тазовому поясу (*в—г*, *в—д*, *в—е*), так как

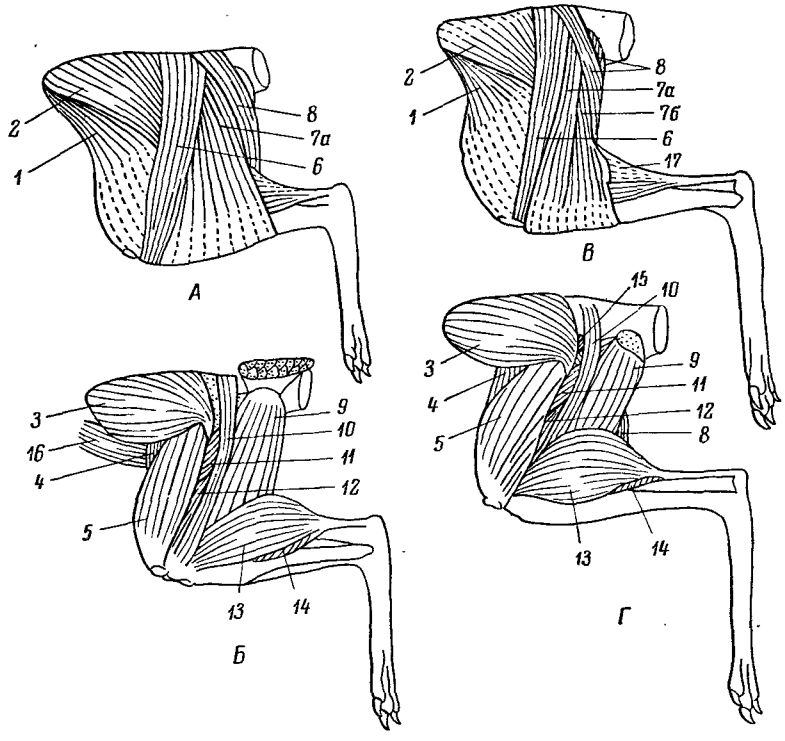


Рис. 212. Мышцы задней конечности пасюка (*Rattus norvegicus*) (*А* и *Б*) и *Conilurus* sp. (*В* и *Г*), вид с латеральной стороны.

А, *В* — поверхностный слой; *Б*, *Г* — глубокий слой; *1* — m. tensor fasciae latae; *2*, *3* — m. gluteus: *2* — superficialis, *3* — medius; *4* — m. rectus femoris; *5* — m. vastus lateralis; *6*, *7а*, *7б* — m. biceps femoris: *6* — anterior, *7а* — posterior, *7б* — posterior pars caudalis; *8* — m. semitendinosus; *9* — m. semimembranosus; *10* — m. praesemimembranosus; *11—12* — m. adductor: *11* — brevis, *12* — maximus; *13* — m. gastrocnemius lateralis; *14* — m. soleus; *15* — m. gemelli; *16* — m. iliopsoas; *17* — оттяжка к m. gastrocnemius.

они испытывают наименьшее сокращение в подготовительный период и продолжают сокращаться в разгонный. У тушканчиков этим условиям более отвечают мышцы *а—г*, *б—г*, *б—д* (табл. 30, рис. 211).

Из группы длинных заднебедренных мышц у грызунов и сумчатых наиболее дистально оканчивается полусухожильная — m. semitendinosus, которая у всех мелких млекопитающих ослаблена в связи с приспособлением к рикошетирующим прыжкам. Так, она слабее у *Conilurus* sp., чем у пасюка, слабее у *Gerbillus pyramidum*, чем у большинства других песчанок, слабее у мышевидного хомячка, чем у джунгарского и серого хомячков и, наконец, она слабее у большинства специализированных тушканчиков, чем у мышовки (табл. 31). У всех этих зверьков полусухожильная мышца занимает приблизительно положение *в—е* (рис. 212, 213), только у кенгуру ее положение соответствует скорее *в—д*, так как все заднебедренные мышцы кенгуру значительно перемещаются прокси-

Относительный вес мышц задних конечностей у гры

Мышцы	*Nesokia indica*	*Rattus norvegicus*	*Conilurus* sp.	*Meriones vinogradovi*	*Meriones blackleri*	*Meriones persicus*	*Meriones meridianus*	*Gerbillus pyramidum*
m. gluteus medius	4.1	7.3	11.3	6.8	6.2	6.9	6.8	6.1
m. gluteus minimus [1]	1.2		1.4	1.3	1.0	1.1	1.1	1.1
Ягодичные	5.3	7.3	12.7	8.1	7.2	8.0	7.9	7.2
m. quadratus femoris	0.9	0.7	0.5	0.7	0.6	0.7	0.8	0.8
m. pectineus	0.8	0.9	0.4	0.4	0.3	0.6	0.3	0.5
m. adductor brevis	2.1	1.9	3.2	2.1	1.8	2.1	2.4	3.2
m. adductor maximus	1.2	2.5	2.3	2.9	3.0	3.0	3.5	3.6
m. adductor longus	0.4	0.5	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.3
m. praesemimembranosus	0.4	0.7	1.2	0.6	0.8	0.8	0.8	0.5
Короткие заднебедренные	5.8	7.2	7.8	6.9	6.7	7.4	8.1	8.9
m. biceps anticus [2]	1.4	1.4	2.1	2.8	3.8	2.9	2.8	3.2
m. biceps posticus [3]	4.0	5.7	1.3+12.9	7.0	6.5	6.7	6.2	7.0
m. semitendinosus	2.8	2.9	2.8	2.1	3.1	2.4	2.5	2.5
m. semimembranosus [4]	5.2	5.1	4.9	6.1	5.9	5.5	5.4	6.3
m. gracilis	0.5	0.6	1.8	1.3	1.1	1.1	0.8	0.9
Длинные заднебедренные	13.9	15.7	25.8	21.3	20.4	18.0	17.8	19.9
Разгибатели тазобедренного сустава	25.0	30.2	46.3	36.3	33.8	33.4	32.8	36.0
m. vastus lateralis	3.4	3.5	5.8	4.3	4.7	5.0	4.5	5.1
m. vastus medialis [5]	1.9	2.0	2.8	2.2	2.0	2.3	2.4	3.2
Разгибатели коленного сустава	5.3	5.5	8.6	6.5	6.7	7.3	6.9	8.3
m. gastrocnemius	3.5	4.3	9.0	6.3	5.6	5.7	6.4	7.8
m. psoas minor	—	—	—	—	—	—	—	0.3
m. iliopsoas	4.5	7.0	4.0	5.9	5.7	4.8	4.8	3.5
m. gluteus superficialis [6]	3.9	3.4	2.3	3.0	3.1	3.0	2.7	2.6
m. popliteus	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
m. rectus femoris	2.3	2.7	2.9	3.7	3.9	4.4	3.7	4.6
m. plantaris	0.8	1.0	1.4	1.6	1.4	1.6	1.9	1.9
m. obturator [7]	1.0	1.0	1.1	0.6	0.8	0.7	0.5	0.7
m. gemelli	0.4	0.3	0.1	0.6	0.2	0.2	0.2	0.7
m. tibialis anterior	1.4	1.6	2.8	2.1	2.2	2.3	2.0	3.4
Разгибатели пальцев	1.3	0.9	1.3	1.8	1.5	1.4	1.4	2.7
Сгибатели пальцев	1.8	2.3	1.7	1.4	1.6	1.7	1.7	

[1] m. m. gluteus minimus + piriformis.
[2] Для *Macropus rufus* — + m. caudofemoralis.
[3] s. str. + pars anterior.
[4] m. m. semimembranosus anticus + posticus.
[5] m. m. vastus medialis + intermedius.
[6] m. m. gluteus superficialis + tensor fasciae latae + sartorius.
[7] m. m. obturator externus + internus.

Таблица 31

зунов и кенгуру (в% к сумме весов мышц передних и задних конечностей)

Gerbillus glendovi	*Phodopus sungorus*	*Cricetulus migratorius*	*Calomyscus baiwardi*	*Sicista caudata*	*Pygerethmus platyurus*	*Allactaga jaculus*	*Allactaga saltator*	*Allactaga williamsi*	*Eremodipus lichtensteini*	*Macropus rufus*
7.8	5.6	4.2	5.4	3.5	4.3	5.2	5.5	4.1	6.0	8.1
1.3		2.7	2.3	0.9	3.8	2.2	1.6	1.5	2.7	1.3
9.1	5.6	6.9	7.7	4.4	8.1	7.4	7.1	5.6	8.7	9.4
1.3	0.5	0.4	0.6	0.5	0.3	0.3	0.9	0.9	0.3	—
0.8	0.5	0.5	0.6	0.9	0.3	0.5	0.2	0.3	0.3	0.2
2.8	1.8	1.1	2.6	1.9	1.3	0.8	0.6	1.2	5.6	1.3
4.1	1.5	1.5	2.9	1.9	1.5	2.2	7.2	1.6	4.0	3.9
0.2	0.4	0.2	0.5	0.2	0.2	0.3	1.1	0.9	0.7	0.4
0.7	0.9	0.5	0.8	0.9	0.7	0.4	—	—	—	—
9.9	5.6	4.2	8.0	6.3	4.3	16.1	17.2	15.7	15.5	9.8
2.2	0.8	1.7	1.7	0.9	8.0	14.2	22.3	21.6	14.8	3.9+4.9
6.0	3.0	3.8	4.5	3.0	6.3	8.9	1.6	1.8	6.3	1.9+8.9
3.1	2.4	3.6	2.2	2.3	3.1	1.6	1.8	2.8	1.9	3.8
6.1	3.0	4.2	5.5	3.5	4.2	11.6	7.1	10.8	4.6	5.1
1.5	1.4	1.2	1.3	1.1	0.5	1.0	0.9	1.6	1.0	1.6
18.9	10.6	14.5	15.2	10.8	22.1	25.7	26.6	27.8	24.4	26.1
37.9	21.8	25.6	30.9	21.5	34.5	49.2	50.9	51.6	48.6	45.3
5.7	2.4	2.6	5.1	3.2	8.4	8.0	8.1	10.1	8.1	7.6
1.9	0.9	1.3	3.0	1.4	2.2	3.5	3.3	3.3	3.2	2.7
7.6	3.3	3.9	8.1	4.6	10.6	11.5	11.4	13.4	11.3	10.3
7.3	2.5	2.7	4.6	4.2	9.8	10.1	10.1	9.2	10.3	5.7
—	0.4	0.9	0.1	0.5	1.2	0.6	0.6	0.3	0.2	2.6
5.3	3.9	4.0	5.1	5.5	5.2	2.1	1.9	2.0	2.9	1.9
2.2	3.1	5.7	3.2	2.8	1.5	2.2	1.9	2.2	2.1	3.1
0.4	0.1	0.3	0.2	0.5	0.5	0.4	0.4	0.5	0.3	0.4
4.1	2.3	2.4	3.7	3.2	2.2	2.6	3.1	2.8	3.5	3.8
2.2	0.7	0.2	0.7	1.6	1.9	2.1	2.1	2.5	2.0	4.7
1.3	0.9	1.9	1.6	1.1	2.7	1.2	0.5	0.5	1.1	1.4
0.3	0.4	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1
0.5	1.0	1.3	1.9	2.3	3.9	—	3.8	3.3	3.4	3.5
2.5	0.3	1.3	1.4	2.1	1.7	7.2	0.8	0.8	0.4	0.9
3.1	1.9	1.5	1.4	1.9	2.0		1.3	1.9	1.6	1.8

мально по голени. Ее относительно сильное развитие у кенгуру объясняется тем, что рычаг приложения ее силы к тазобедренному суставу оказывается довольно большим, а это, как говорилось выше, особенно важно для кенгуру. Наибольший интерес из длинных заднебедренных мышц у рассматриваемых млекопитающих представляет двуглавая мышца бедра, а у кенгуру, кроме того и m. caudofemoralis, отсутствующий у всех исследованных грызунов. M. caudofemoralis начинается (рис. 214) на поперечнореберных отростках двух-трех первых хвостовых

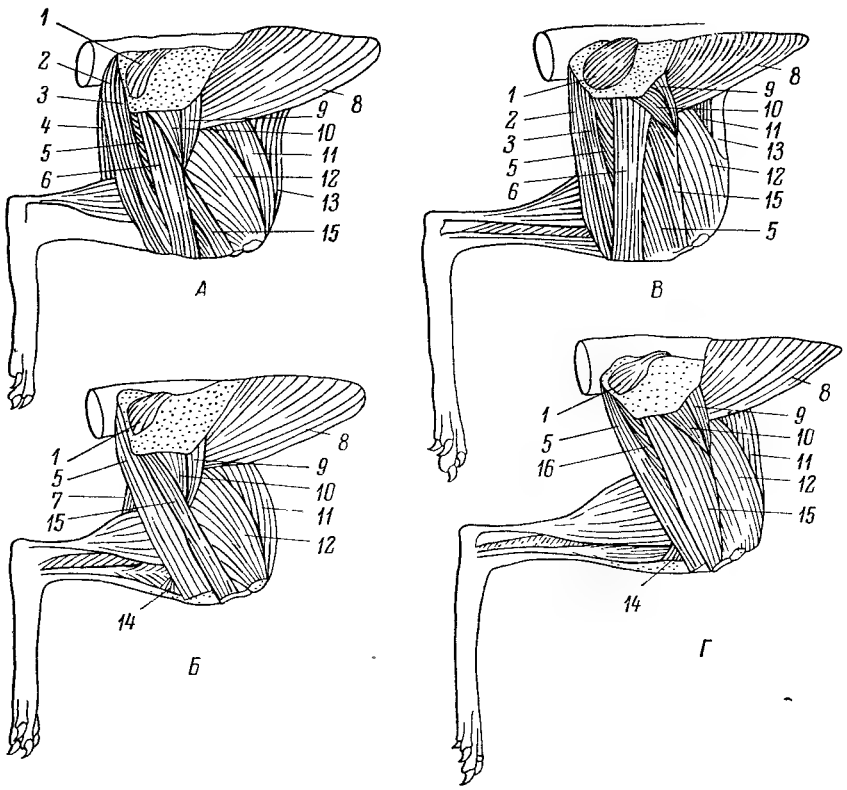


Рис. 213. Мышцы задней конечности пасюка (*Rattus norvegicus*) (*А* и *Б*) и *Conilurus* sp. (*В* и *Г*), вид с медиальной стороны.

А, *В* — поверхностный слой; *Б*, *Г* — глубокий слой; *1* — m. obturator internus; *2* — m. semitendinosus; *3* — m. semimembranosus posterior; *4* — m. biceps femoris posterior; *5* — m. semimembranosus anterior; *6* — m. gracilis; *7* — m. biceps femoris; *8* — m. iliacus; *9* — m. pectineus; *10* — m. adductor longus; *11* — m. rectus femoris; *12* — m. vastus medialis; *13* — m. tensor fasciae latae; *14* — m. popliteus; *15*, *16* — m. adductor: *15* — maximus, *16* — brevis.

позвонков и последнего крестцового позвонка и оканчивается на прямой связке колена. Положение этой мышцы близко к *в—г*. Аналогичное положение у кенгуру занимает передняя порция задней двуглавой мышцы, которая начинается на проксимальном седалищном бугре и оканчивается на проксимальном конце голени и прямой связке колена (рис. 214). Из приведенного выше разбора модели наивыгоднейшего действия длинных заднебедренных мышц кенгуру ясно, что усиление m. caudofemoralis и m. biceps posticus pars anterior вполне отвечает теоретически оптимальным условиям их работы. Поэтому не удивительно, что сумма индексов m. caudofemoralis и m. biceps posticus pars anterior составляет у кенгуру 13.8% веса мышц задних и передних конечностей, в то время как сумма m. biceps anticus и m. biceps posticus pars posterior — только 5.8% (табл. 31).

Процесс прогрессивного развития примитивного рикошетирующего прыжка приводит к усилению у грызунов то передней двуглавой мышцы, то передней порции задней двуглавой мышцы. При усиленном развитии передней порции задней двуглавой мышцы обычно происходит некоторое перемещение проксимального седалищного бугра ближе к центру движения тазобедренного сустава. Поэтому передняя порция задней двуглавой мышцы занимает у грызунов положение, близкое к *а—г* или *б—г* (табл. 30). Усиление передней порции задней двуглавой мышцы бедра иногда заходит настолько далеко, что она почти обособляется как самостоятельная мышца (рис. 212). Хорошим показателем перестройки задней двуглавой мышцы может служить ее поперечный разрез, проведенный приблизительно на уровне дистальной трети мышечного брюшка. На этом разрезе (рис. 215) видно, что у малоспециализированных в ри-

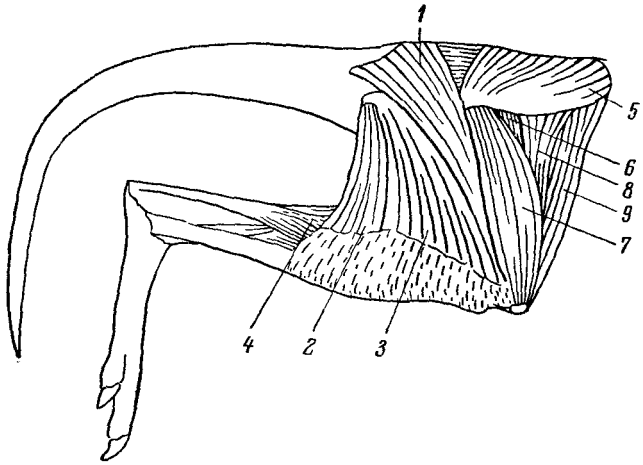


Рис. 214. Мышцы задней конечности кенгуру.

1 — m. caudofemoralis; *2*, *3* — m. biceps femoris posterior: *2* — pars caudalis, *3* — pars cranialis; *4* — сухожильная оттяжка к m. gastrocnemius; *5* — m. gluteus medius; *6* — m. rectus femoris; *7* — m. vastus lateralis; *8* — m. sartorius; *9* — m. tensor fasciae latae.

кошете *Nesokia indica*, *Phodopus sungorus*, *Cricetus cricetus* и высокоспециализированных *Allactaga saltator* и *A. williamsi* толщина задней двуглавой мышцы примерно одинакова на всем ее протяжении. У пасюка (*Rattus norvegicus*) наблюдается некоторое утолщение передних пучков, а у *Conilurus* sp. они уже не только утолщены, но и отделены от остальной порции в самостоятельную мышцу. Нечто аналогичное мы видим у мышевидного хомячка, у которого по сравнению с остальными хомячками сильно утолщены передние пучки этой мышцы. То же самое наблюдается у трех рикошетирующих тушканчиков и у кенгуру (рис. 215). Интересно отметить, что сумма индексов передней и задней двуглавых мышц бедра у высокоспециализированных двуногих тушканчиков почти у всех одинакова и составляет 23.1—23.9% веса мышц конечностей. Однако у двух из них почти вся масса обеих двуглавых мышц приходится на переднюю двуглавую мышцу, а у двух других — отчасти на переднюю порцию задней двуглавой мышцы.

Наконец, из длинных заднебедренных мышц осталось разобрать изменение в силе и местах прикрепления, характерные для полуперепончатых мышц. В целом можно отметить, что при специализации в рикошетирующем прыжке, во-первых, происходит перемещение в проксимальном направлении окончания полуперепончатых мышц и, во-вторых, в боль-

шинстве случаев намечается усиление этих мышц. Не усиливаются полуперепончатые мышцы только у *Conilurus* sp., у которого их относительный вес даже меньше, чем у пасюка и пластинчатозубой крысы. У песчанок, хомяков и тушканчиков наблюдается усиление этих мышц (табл. 31). Интересно отметить, что у тушканчиков прикрепление передней полуперепончатой мышцы перемещается с голени на бедренную кость. В связи с этим действие ее оказывается схожим с действием аддукторов бедра. Поэтому не удивительно, что сходный эффект у них может достигаться или усилением полуперепончатых мышц или аддукторов бедра [ср. *Allactaga jaculus*, *A. saltator*, *A. williamsi* и *Eremodipus lichtensteini* (табл. 31)].

Приспособление ко всем формам рикошета приводит к усилению разгибателей тазобедренного и коленного суставов, а разгибатели голеностопного сустава усиливаются у грызунов и в меньшей степени у сумчатых. Так, у *Conilurus* sp. по сравнению с *Nesokia indica* разгибатели тазобедренного сустава усиливаются в 1.85 раза, разгибатели коленного сустава — в 1.62 раза, а голеностопного — в 2.57 раз. У *Gerbillus pyramidum* по сравнению с *Meriones blackleri* эти разгибатели усилены соответственно в 1.08, 1.24 и 1.39 раза. У *Calomyscus bailwardi* по сравнению с *Phodopus sungorus* разгибатели тазобедренного сустава усилены в 1.43 раза, коленного — в 2.46 раза, а икроножные мышцы — в 1.84 раза. У представителей рода *Allactaga* и *Eremodipus* по сравнению с *Sicista betulina* разгибатели тазобедренного сустава больше в 2.27—2.42 раза, разгибатели коленного — в 2.46—2.92 раза, а голеностопного сустава (икроножные мышцы) — в 2.20—2.46 раза. У кенгуру индексы разгибателей тазобедренного и коленного суставов близки к индексам наиболее специализированных тушканчиков. Что же касается икроножной мышцы, то ее индекс у кенгуру сильно уменьшен по сравнению с таковым высокоспециализированных рикошетирующих грызунов (табл. 31). Вышеприведенный обзор свидетельствует о примерно схожих направлениях изменения основных групп, нагруженных в фазе опоры мышц при всех видах специализации в рикошетирующем прыжке. Степень усиления этих групп также примерно совпадает с величиной различий в глубине специализации в рикошете. Так, *Conilurus* sp. заметно специализированнее, чем *Nesokia indica*, а *Gerbillus pyramidum* по специализации в примитивном рикошете очень недалеко ушла от остальных песчанок. Приспособленность мышевидного хомячка к примитивному рикошету довольно высока. В то же время джунгарский хомячок еще фактически не освоил передвижения примитивным рикошетирующим прыжком. Если мышовки крайне слабо приспособлены к примитивному рикошету, то тушканчики представляют собой наиболее специализированных из рикошетирующих животных, передвигающихся двуногим рикошетом.

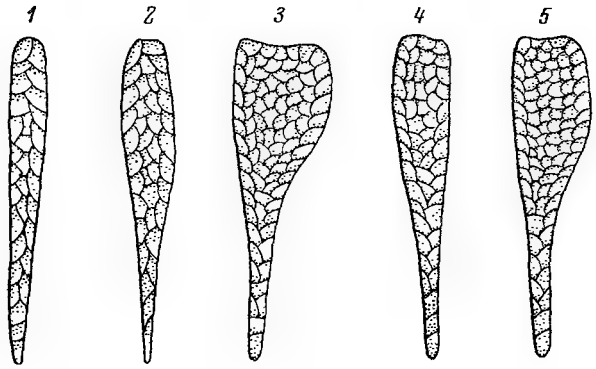


Рис. 215. Поперечные разрезы двуглавой мышцы бедра m. biceps femoris у грызунов.

1 — Nesokia indica; 2 — Rattus norvegicus; 3 — Conilurus sp.; *4 — Meriones persicus; 5 — Gerbillus gleadovi.*

Несмотря на общность характера направления изменения мышц задних конечностей у грызунов соотношение отдельных мышц у них сильно

различается. Так, для сем. *Muridae* можно отметить, что приспособление к рикошету проявляется в усилении ягодичной группы, которая у *Conilurus* sp. усилена по сравнению с *Nesokia indica* в 2.4 раза, в других группах грызунов это усиление не бывает даже двукратным.[7] Одновременно для сем. *Muridae* можно отметить меньшую степень усиления разгибателей коленного сустава, чем у других групп грызунов, приспособившихся к рикошетирующему прыжку. Так, у *Conilurus* sp. по сравнению с *Nesokia indica* разгибатели коленного сустава усилены только в 1.62 раза, в то время как у тушканчиков и хомяков более чем в 2 раза (табл. 31). Даже у *Gerbillus pyramidum* по сравнению с другими песчанками разгибатели коленного сустава усилены довольно заметно, особенно если учесть, что разница в специализации отдельных представителей этого семейства очень невелика. Интересно отметить, что аналогичное соотношение в развитии ягодичных мышц и разгибателей коленного сустава наблюдается и среди копытных (ср. их у однокопытных и гну, с одной стороны, и у других парнокопытных — с другой, стр. 136).

У тушканчиков наблюдается очень значительное усиление короткой заднебедренной группы мышц, в которую входят также переместившиеся своим окончанием на бедро полуперепончатые мышцы.

Выше указывалось на различие в относительном развитии икроножных мышц при приспособлении к рикошету у кенгуру и грызунов. Если у грызунов в связи со специализацией в рикошете они заметно усиливаются, то кенгуру по уровню развития этих мышц заметно уступает тушканчикам, песчанкам и *Conilurus* sp. Объясняется это различие разницей в расположении начал икроножных мышц. У грызунов икроножные мышцы начинаются на везалиевых косточках, каждая из которых в свою очередь прикрепляется к бедренной кости связками. У кенгуру икроножные мышцы начинаются прямо от бедренной кости. В связи с этим направление тяги пучков этой мышцы у первых проходит рядом с центром движения в коленном суставе, а у второй, наоборот, на значительном расстоянии (рис. 66). Поэтому у грызунов напряжение икроножных мышц почти не влияет на сгибательные движения в коленном суставе, с одной стороны, с другой — сгибательно-разгибательные движения в коленном суставе у них тоже не влияют на движения в голеностопном суставе. У кенгуру же, наоборот, сгибательно-разгибательные движения в коленном суставе оказывают прямое действие на голеностопный сустав, а напряжение икроножных мышц влияет на сгибание коленного сустава.

Приспособление к дилокомоторному дорзомобильному и дорзостабильному способам бега у грызунов

Дилокомоторный дорзомобильный способ бега исследовался у беличьих, а дорзостабильный — у агути. Для сравнения подвинутости в приспособлении некоторых видов беличьих к бегу проанализируем данные табл. 27, используя дополнительные показатели строения тела. Для дальнейших расчетов вычисляем угол вылета центра тяжести α (по формуле *1*) при максимальных скоростях бега и определяем среднюю силу для бега по формуле *9*, а для прыжка — по формуле *6*. Перемножив эти показатели на скорость движения, получим сравнимые данные по мощности животных (табл. 32). Угол шага β для всех перечисленных животных равен 80°, а тем самым $\sin \beta/2$ равен 0.65. Рассчитывая среднюю силу прыжка белок по формуле *6*, исходим из того, что длина прыжка 2.9 м для обыкновенной белки и 2.8 м для персидской, угол вылета принимаем равным

[7] Даже у самых специализированных тушканчиков по сравнению с *Sicista betulina* группа ягодичных мышц усилена в 1.3—1.9 раза (табл. 31).

Таблица 32

Характеристика средних сил и мощностей, развиваемых при беге и прыжках у беличьих

Вид	Вес тела (m), кг	Длина конечности (h), м	sin α	Скорость (v), м/сек.	Длина прыжка (l), м	Сила (F), кг	Мощность (W), кгм/сек.
Sciurus vulgaris .	0.4	0.15	0.23	5.5	1.4	1.49	8.2
S. persicus . . .	0.4	0.15	0.20	5.5	1.2	1.29	7.1
Spermophilopsis leptodactylus . .	0.6	0.15	0.04	10.0	0.8	1.25	12.5
Citellus undulatus	0.6	0.15	0.17	5.5	0.85	1.37	6.8
C. citellus . . .	0.5	0.12	0.15	5.0	0.6	0.98	4.4

30°, все остальные показатели имеются в табл. 32. Исходя из этого, можно высчитать среднюю мощность, которая для обыкновенной белки равна 8.2 кгм/сек., а для персидской — 7.1 кгм/сек.

Кроме приспособления к бегу, для отдельных представителей этого семейства характерно приспособление к лазанью и рытью. У беличьих приспособление к бегу связано с выходом в открытые пространства, где для защиты от хищников они роют норы, величина перебежек между которыми зависит от частоты встречаемости основных кормовых объектов. В степях эти перебежки небольшие, а в пустынях достигают нескольких километров. При этом уровень специализации в рытье у них мало отличается, так как для беличьих не характерно рытье кормовых ходов, а именно рытье последних и приводит к глубокой специализации в рытье (Гамбарян, 1960). Поэтому при сравнении ряда наземных беличьих более приверженные к норам животные одновременно будут и менее приспособленными к бегу. В результате их сравнение позволяет нам представить процесс приспособления к бегу в пределах этой группы животных. Однако в работе задних конечностей необходимые силы, развиваемые при рытье и лазаньи, никак не перекрывают силы и мощности, развиваемые при беге и особенно при однократных прыжках. При рытье задние конечности работают на опору для улучшения условий работы передних конечностей и резцов, разрыхляющих землю. Кроме того, задние конечности выкидывают разрыхленную почву. Разрыхленная почва выкидывается небольшими порциями (даже у сурков не более 25—40.0 г) и на небольшие расстояния, не более чем на 1 м. Естественно, что при этом задние конечности не должны развивать особо большие силы. При упоре более существенно положение конечностей, чем мышечное напряжение (Гамбарян, 1960). При лазаньи у белок должна иметь место большая подвижность в дистальных и отчасти проксимальных суставах конечностей и развиться приспособление для лучшего схватывания веток. Все это отражается скорее на деталях изменения строения когтей и суставов конечностей, чем на специфике мышц конечностей.

Как установлено, наибольшую мощность при беге развивает тонкопалый суслик (табл. 32), затем белки и на третьем месте — суслики рода *Citellus*. Приспособление к единовременным прыжкам с места для белок выражается в том, что они должны развивать силы, значительно бо́льшие, чем при беге на земле. Однако перестройки мышц, обеспечивающих выносливость при длительном скоростном беге, могут быть более выраженными, чем при специализации к прыжкам. Поэтому можно ожидать, что, несмотря на разные направления специализации, у тонко-

палого суслика и белок будут наблюдаться сходные морфологические изменения в мускулатуре, обеспечивающие как неутомимый быстрый бег одного, так и большие прыжки другого. По относительному весу мышц задних конечностей белки и тонкопалый суслик очень схожи (данные А. С. Соколова о значительно меньшем относительном весе мышц задних конечностей у персидской белки, вероятно, основаны на каком-то недоразумении: по моим данным, отношение веса мышц задних конечностей к весу тела у нее равно не 4.7, а 8.4).

Из беличьих наиболее специализирован в беге тонкопалый суслик, разгибатели тазобедренного сустава которого развиты заметно больше, чем у других представителей этого семейства. У более приспособленной к бегу агути наблюдается еще больший относительный вес разгибателей тазобедренного сустава (табл. 33). У белок обоих видов и у тонкопалого суслика из разгибателей тазобедренного сустава относительно больше, чем у других беличьих, развиты короткие заднебедренные мышцы и слабее развиты ягодичные, тогда как у агути — наоборот. Наименьший относительный вес ягодичные мышцы имеют у обыкновенной белки, для которой характерен наибольший относительный вес разгибателей коленного сустава. Большие скорости, развиваемые агути, обеспечиваются развитием не только ягодичных мышц, но и разгибателей коленного сустава. Однако относительный вес разгибателей коленного сустава у агути далеко отстает от такового специализированных рикошетирующих млекопитающих (табл. 31 и 33).

У всех беличьих и агути икроножные мышцы начинаются от везалиевых косточек. Однако прикрепление последних на бедре носит несколько иной характер, чем у других грызунов. Везалиевы косточки у агути прикрепляются к латеральному и медиальному надмыщелкам бедренной кости связками, как параллельными оси бедра, так и перпендикулярными к ней. Поэтому усиление икроножных мышц в связи со специализацией агути в беге не так сильно выражено, как у грызунов, приспособившихся к рикошету.

Сгибание тазобедренного сустава во время переноса задних конечностей в воздухе происходит с тем меньшим ускорением, чем больше величина прыжка. Поэтому специализация в рикошетирующем прыжке приводит к уменьшению относительного веса подвздошно-поясничной мышцы (табл. 31), основного сгибателя тазобедренного сустава. При галопе перенос задних конечностей происходит после приземления на передние конечности и его ускорение пропорционально скорости бега. Поэтому у беличьих и агути относительный вес подвздошно-поясничной мышцы увеличивается по мере повышения специализации в беге (табл. 33). Исключение из приведенного правила как будто бы относится к мышевидному хомячку, приспособленному к рикошетирующему прыжку, у которого подвздошно-поясничная мышца значительно более развита, чем у остальных хомяковых. Анализируя табл. 31, можно увидеть, что у насюка относительный вес этой мышцы выше, чем у менее специализированной в рикошетирующем прыжке пластинчатозубой крысы. У песчанок ее относительный вес очень близок к таковому у мышевидного хомячка. По всей вероятности, специализация в металокомоторном способе бега на первых порах приводит к усилению подвздошно-поясничной мышцы аналогично тому, что имеет место и при специализации в галопе. Объясняется это тем, что при малой специализации в металокомоторном беге процесс заноса задних конечностей вперед приходится в основном на фазу передней опоры, когда ускорение переноса конечностей вперед несомненно выгодно. При увеличении специализации в металокомоторном беге тазобедренный сустав уже в воздухе полностью согнут и ускорение его сгибания оказывается обратно пропорциональным величине

Таблица 33

Относительный вес мышц задних конечностей у беличьих и агутиобразных (в % к сумме весов мышц передних и задних конечностей)

Мышцы и их группы	*Sciurus vulgaris*	*Sciurus persicus*	*Spermophiliopsis leptodactylus*	*Citellus undulatus*	*Citellus citellus*	*Marmota sibirica*	*Marmota baibacina*	*Dasyprocta agouti*
m. psoas minor	0.5	0.5	0.9	0.6	1.0	1.0	0.6	0.2
m. iliopsoas	4.5	4.8	5.4	4.3	3.9	2.4	3.0	6.3
m. gluteus superficialis[1]	2.6	3.4	3.1	2.8	3.9	3.0	2.6	2.3
m. gluteus medius[2]	3.6	4.3	4.3	5.1	4.6	4.0	3.2	9.9
m.m. obturatores	1.3	1.1	1.3	1.2	1.3	1.1	0.9	1.2
m. gemelli	0.2	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.3
m. pectineus	0.3	0.3	0.2	0.4	0.3	0.2	0.4	0.2
m. quadratus femoris	0.4	0.3	0.5	0.4	0.6	0.5	0.4	0.3
m. adductor brevis	1.0	0.8	1.1	1.5	1.3	1.0	1.0	1.2
m. adductor maximus	2.6	1.6	3.5	1.9	1.6	1.7	2.3	0.5
m. adductor longus	0.2	0.1	0.2	0.1	—	0.2	0.2	0.5
m. adductor accessorius	0.3	0.8	0.9	—	—	0.7	0.6	0.6
m. biceps anterior	2.0	3.3	2.9	1.4	1.9	1.1	1.0	5.2
m. biceps posterior[3]	2.9+ 0.6	2.4	4.0+ 1.5	4.2	4.2	1.3+ 1.9	3.6	3.8+ 1.6
m. semitendinosus	2.1	2.4	2.4	1.9	1.7	1.7	1.8	3.6
m. semimembranosus anterior	2.5	2.4	2.1	3.9	3.0	1.7	1.6	0.5
m. semimembranosus posterior	3.2	4.1	5.6	4.5	3.9	2.9	3.5	3.7
m. praesemimembranosus	1.3	0.9	0.6		0.3	0.4	0.5	—
m. gracilis anterior	0.1	2.4	0.2	0.1	1.2	0.1	0.1	2.0
m. gracilis posterior	2.3		1.8	1.4		1.4	1.7	1.5
m. popliteus	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2	0.3
m. tenuissimus	0.1	0.3	0.3	0.2		0.1	0.2	—
m. rectus femoris	3.6	3.3	3.4	3.0	3.0	2.2	2.6	3.2
m. vastus lateralis	6.6	4.4	4.3	4.1	3.8	3.3	3.5	4.2
m. vastus medialis + intermedius	2.2	1.8	1.7	1.5	1.3	1.3	1.5	2.0
m. gastrocnemius	3.7	4.3	3.4	3.1	2.5	2.3	3.2	3.9
m. soleus	0.3	0.2	0.5	0.6	0.5	0.5	0.6	0.3
m. plantaris	1.7	1.2	3.2	1.7	1.6	1.4	1.6	1.1
m. tibialis anterior	2.5	2.5	2.7	1.6	1.3	1.0	1.5	1.1
m. m. extensorius digitorum[4]	1.8	1.7	2.5	1.3	1.4	1.1	1.4	1.0
m. m. flexores digitorum[5]	2.0	1.8	1.6	1.7	1.7	1.5	1.7	1.7
Длинные заднебедренные	11.3	11.6	15.8	12.1	11.0	9.3	10.7	21.4
Короткие заднебедренные	10.6	10.5	12.0	9.6	9.0	7.5	8.0	3.8
Ягодичные	3.6	4.3	4.3	5.1	4.6	4.0	3.2	9.9
Разгибатели тазобедренного сустава	25.5	26.4	32.1	26.8	24.6	20.8	21.9	35.1
Разгибатели коленного сустава	8.8	6.2	6.0	5.6	5.1	4.6	5.0	6.2
Разгибатели голеностопного сустава	4.0	4.5	3.9	3.7	3.0	2.8	4.0	4.2
Сумма мышц задних конечностей	59.4	57.7	66.6	55.1	50.4	43.4	47.4	64.2

[1] m. gluteus superficialis + m. tensor fasciae latae.
[2] m.m. gluteus medius + minimus.
[3] m. biceps posticus pars anterior + pars posterior.
[4] m.m. ext. digitorum longus + ext. hallucis longus + peroneus longus + peroneus brevis + peroneus digiti quinti.
[5] m. m. fl. hallucis longus + fl. digitorum longus + tibialis posterior.

прыжка. Особенность развития подвздошно-поясничной мышцы у мышевидного хомячка объясняется его относительно малой специализацией в металокомоторном способе бега, по глубине специализации в котором мышевидный хомячок и песчанки мало отличаются друг от друга.

Сравнивая табл. 33 с табл. 8, 18, 31 можно увидеть, что m. tibialis anterior сильно отличается по своему относительному весу у разных млекопитающих. У грызунов и сумчатых эта мышца отличается большим развитием, которое увеличивается по мере специализации в беге. Так, у *Conilurus* sp. она в 2 раза больше, чем у *Nesokia indica*, у *Gerbillus pyramidum* в 1.4—1.7 раз больше, чем у песчанок рода *Meriones*. У мышевидного хомячка она в 1.5—1.9 раз более развита, чем у других *Cricetinae*, а у специализированных тушканчиков — в 1.5—1.7 раз, чем у мышовки. Относительный вес этой мышцы у кенгуру приблизительно равен таковому специализированных тушканчиков. У белок и тонкопалого суслика относительный вес передней большеберцовой мышцы в 1.5—2.7 раз больше, чем у остальных беличьих. У хищников и копытных, наоборот, относительный вес m. tibialis anterior незначителен и уменьшается по мере повышения специализации в беге (табл. 8 и 18). Так, у гепарда эта мышца в 1.8—2.5 раз слабее, чем у других кошек. У волка она также слабее, чем у других менее специализированных к бегу собак. У однокопытных она слабее, чем у тапира, и т. д.

Передняя большеберцовая мышца, начинающаяся на переднем крае проксимального конца большеберцовой кости и оканчивающаяся на проксимальном конце первой плюсневой кости, представляет собой сгибатель голеностопного сустава. При нижней опоре (фаза опоры) и одновременном напряжении икроножных мышц она выдвигает проксимальный конец голени вперед. Во время приземления у грызунов и сумчатых задние конечности выносятся вперед далеко за уровень отвеса из центра тяжести и напряжение передней большеберцовой мышцы передает толчок на центр тяжести вперед и вверх. У хищников и копытных при приземлении на задние конечности вертикаль из центра тяжести оказывается впереди места их приземления и напряжение передней большеберцовой мышцы скорее влияет на дальнейшее понижение центра тяжести, а не на его повышение, с чем связано ослабление этой мышцы. Интересно отметить, что у агути, галоп которой очень напоминает таковой копытных, как у копытных и хищников, вертикаль из центра тяжести оказывается при приземлении расположенной впереди от точки приземления задних конечностей. Одновременно из табл. 33 видно, что относительный вес передней большеберцовой мышцы агути заметно меньше, чем у других специализированных в беге грызунов.

При беге как беличьих, так и агути, передние конечности не только амортизируют толчок, но и обеспечивают перекрещенную стадию полета. Если учесть, что она у беличьих выражена незначительно (подробнее см. выше), то станет понятным, что особого усиления нагрузки на мышцы при специализации в беге у них не происходит. У агути, хотя перекрещенная стадия полета и более выражена, основная локомоторная роль все же приходится на задние конечности, как и у других млекопитающих, у которых галоп является основным скоростным аллюром.

Рытье нор, характерное для некоторых наземных беличьих, отражается на усилении ряда мышц передних конечностей, нагруженных и при беге (грудные мышцы из переднего пояса, разгибатели плечевого и локтевого суставов, сгибатели пальцев и др.). Поэтому разница в длине сегментов скелета передних конечностей между белками и тонкопалым сусликом, с одной стороны, и сусликами и сурками—с другой, выражена довольно хорошо, причем прослеживается ее связь со специализацией в беге (см. выше); различия же в развитии мышц выражены значительно хуже.

ПУТИ И ПРИЧИНЫ ПЕРЕСТРОЙКИ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ У ГРЫЗУНОВ И КЕНГУРУ

Предки грызунов рано отделились от общего ствола млекопитающих и, по всей вероятности, были небольшими зверьками, наземными обитателями лесов. Любые временные убежища (трещины в коре, ниши под упавшими стволами, заросли кустов и т. д.) служили им для защиты от хищников, частично и от неблагоприятных условий среды. Основным скоростным асимметричным аллюром этих зверьков должен был быть примитивный рикошетирующий прыжок, сохраняющийся и прогрессивно развивающийся в ряде современных групп, у наиболее специализированных из которых он переходит в двуногий рикошет. В других же группах грызунов по разным причинам возникает более прогрессивный аллюр — галоп.

Во время примитивного рикошетирующего прыжка в стадии полета задние конечности заносятся вперед пропорционально величине прыжка. Передние конечности у них играют почти исключительно амортизационную роль. С повышением скорости движения прыжки возрастают, увеличивая вначале амортизационную роль передних конечностей. Затем, в связи с переходом части амортизационной функции на заносимые все больше вперед задние конечности, передние конечности испытывают все меньшие по силе точки. Вторичное уменьшение амортизационной роли передних конечностей продолжается до тех пор, пока в связи с дальнейшей специализацией в быстром передвижении животное не переходит на двуногий рикошет, полностью исключающий стадию опоры на передние конечности. Таким образом, специализация в беге в этих группах происходит синхронно с изменением аллюра и повышением роли задних конечностей не только для увеличения толчка тела вперед, но и для амортизации, которая осуществляется двумя различными механизмами. В одном случае этот механизм по мере возможности работает на уменьшение размаха сгибательно-разгибательных движений в крестцово-поясничной области, а во втором, наоборот, — на повышение подвижности этой области. Поэтому мной выделяются три формы бега, связанные с прогрессивной специализацией в рикошете у млекопитающих: примитивный, жесткий и мягкий рикошетирующие прыжки.

Примитивный рикошетирующий прыжок лежал в основе происхождения как мягкой, так и жесткой формы рикошета. Повышение специализации в скоростном беге животных, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, ведет к возникновению или мягкой формы рикошета, или, что наблюдается чаще, к жесткой форме рикошета.

Галоп у беличьих вырабатывается в связи со специализацией их предков к лазающему образу жизни. Перепрыгивание с ветки на ветку вело к торможению переноса задних конечностей вперед, и зверек всегда цеплялся за очередную ветку передними лапками, активно подтягивая за счет сгибания спины и работы передних конечностей туловище и задние конечности на эту же ветку или плавно опуская их. Во время таких прыжков выгодно приближение задних конечностей к передним в стадии полета при разных по величине прыжках, так как при этом на подтягивание туловища почти не расходуется энергия. Сохранение такого типа движения конечностей и при беге по земле приводит к тому, что у белок на следовой дорожке с увеличением стадии растянутого полета (расстояние от следов задних конечностей до следов передних конечностей) стадия перекрещенного полета (от следов передних до следов задних конечностей) почти не меняется. Только при очень большом увеличении скорости бега начинает возрастать стадия перекрещенного полета.

Интересно отметить, что такой тип следовой дорожки сохраняется и у типично наземных сусликов (*Citellus undulatus*, *C. citellus*), что может свидетельствовать о прохождении предками сусликов стадии приспособления к лазающему по деревьям образу жизни. Только у глубокоспециализированного в быстром наземном беге тонкопалого суслика следовая дорожка становится похожей на таковую типичных галопирующих животных (копытные, хищники, зайцеобразные). У этого зверька при увеличении длины полного шага возрастает стадия как перекрещенного, так и растянутого полета. Для всех беличьих характерен парный галоп при локомоторных задних и передних конечностях и сгибательно-разгибательных движениях спины. Поэтому для беличьих выделяется дорзомобильный дилокомоторный способ бега.

Исследование кинокадров галопа агути обнаруживает глубокое сходство механики их движения с таковой копытных, что свидетельствует о наличии у ряда грызунов приспособления также к дорзостабильному дилокомоторному способу бега.

Приспособление к перечисленным способам и формам бега в первую очередь отражается на специфических особенностях скелета позвоночного столба. Специализация в примитивном рикошетирующем прыжке приводит к возникновению своеобразного органа амортизации позвоночного столба, состоящего из сильно развитого остистого отростка II грудного позвонка. К его верхушке прикрепляется подвижная треугольная пластинка, от которой к впереди лежащим остистым отросткам протягивается ряд сухожильных тяжей. Постепенное их включение приводит к плавности опускания головы. С повышением степени специализации в примитивном рикошетирующем прыжке этот орган вначале усовершенствуется, а затем со все большим переходом к амортизации толчков задними конечностями вторично упрощается вплоть до полного исчезновения у перешедших к двуногому рикошету зверьков. Глубокое конвергентное сходство строения органа амортизации позвоночного столба, независимо возникающее у разных грызунов, не препятствует тому, что механизм, вызывающий возвращение треугольной пластинки в исходное положение и удлинение надостистой связки за II грудным позвонком, может возникнуть в разных группах самостоятельно.

Одновременно с усовершенствованием и вторичной потерей органа амортизации позвоночного столба наблюдается прогрессивное развитие органа жесткости — крестцово-поясничной области. Принцип работы этого органа основывается на использовании остистых отростков последних поясничных и крестцовых позвонков и надостистой связки как решетчатых балок или ферм. Увеличение размеров последних поясничных позвонков, редукция остистых отростков первых крестцовых позвонков, от области которых к надостистой связке простираются веерообразно расширяющиеся сухожильные пластинки, допускают очень ограниченное сгибание крестцово-поясничной области.

У кенгуру, приспособившейся к мягкому рикошету, остистые отростки поясничных и крестцовых позвонков слабо развиты, направлены параллельно, а вместо надостистой связки между ними простирается межостистая мышца, обеспечивающая плавность сгибательно-разгибательных движений крестцово-поясничной области на протяжении цикла бега.

Жесткость позвоночного столба агути обеспечивается сильным разрастанием суставных отростков поясничных позвонков, от которых к остистым отросткам тянутся сухожильные зеркала полуостистых мышц. У беличьих крестцово-поясничная область по строению очень напоминает таковую хищных млекопитающих.

Специализация в металокомоторном способе бега приводит к прогрессивному удлинению сегментов скелета задних конечностей, а скелет

передних конечностей удлиняется по мере специализации в примитивном рикошетирующем прыжке. Дальнейший их рост прекращается у перешедших к двуногому рикошету зверьков. Если при специализации в примитивном и жестком рикошете в первую очередь удлиняется стопа, то у более крупных кенгуру относительные размеры стопы вторично сокращаются и наибольшему удлинению подвергается голень. Специализация в дилокомоторном дорзомобильном и дорзостабильном способах бега также ведет к заметному удлинению сегментов скелета конечностей.

Как и у других млекопитающих, специализация в беге у грызунов и сумчатых связана с усилением разгибателей тазобедренного, коленного и голеностопного суставов.

При анализе разгибателей тазобедренного сустава наиболее сложно расшифровывать причины изменения относительной мощности отдельных компонентов длинных заднебедренных мышц. Поэтому были построены модели движения скелета задних конечностей у животных, приспособленных к трем формам металокомоторного способа бега. Эти модели позволили выяснить, что для кенгуру в наиболее подходящих условиях работы из числа длинных заднебедренных мышц находятся мышцы, начинающиеся каудально на седалищной кости и оканчивающиеся проксимально на голени, а у тушканчиков — краниально на седалищной кости и проксимально на голени. Именно эти мышцы претерпевают наибольшее усиление у кенгуру и тушканчиков.

Как отмечалось и для других млекопитающих, если при специализации в беге из трех групп разгибателей тазобедренного сустава усиливаются ягодичные мышцы, то их косвенное влияние на разгибание коленного сустава приводит к меньшим темпам усиления собственно разгибателей его. Среди грызунов такое взаимоотношение работы разгибателей тазобедренного и коленного суставов отмечено у мышеобразных.

У исследованных грызунов и сумчатых наблюдается три типа прикрепления икроножной мышцы на бедренной кости: у кенгуру — прямо от бедра; у беличьих, хомячков, песчанок и тушканчиков — от везалиевых косточек, соединенных с бедренной костью связками. Поэтому при специализации в беге у кенгуру не происходит усиления икроножной мышцы, так как сгибание коленного сустава влияет на разгибание голеностопного сустава. У беличьих наблюдается значительное усиление икроножных мышц, а у остальных грызунов икроножные мышцы усиливаются пропорционально повышению специализации в быстром беге.

Громадное разнообразие направлений и степени специализации в беге среди современных грызунов позволяет подобрать группы, в пределах которых имеются как высоко-, так и малоспециализированные в беге формы, а также группы, где независимо возникают сходные формы бега. В результате сравнительно-биомеханический и сравнительно-морфологический методы исследования позволяют наметить как общие тенденции изменения органов движения, так и своеобразные пути изменения органов движения при решении одинаковых задач. Кроме того, можно отметить и сходство изменений органов движения при выполнении принципиально разных функций. Анализ таких взаимоотношений уже непосредственно может быть использован для решения вопроса о достоверности признаков сходства и разнообразия, применяемых в филогенетических схемах. Например, сходство в удлинении сегментов конечностей у белок и тонкопалого суслика вызывается разными направлениями специализации в движении и не может служить основой для их сближения в родственную группу животных. Из приведенных примеров становится очевидной их перспективность при дальнейшем углубленном анализе большого количества представителей какой-либо группы животных.

Глава девятая

СПОСОБЫ И ФОРМЫ БЕГА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

КЛАССИФИКАЦИЯ СПОСОБОВ БЕГА

Приспособление к бегу играло важную роль в филогенезе многих групп млекопитающих. Способы увеличения скорости движения при наземной локомоции очень различны. Поэтому приспособление к скоростному бегу может быть связано с разными изменениями органов движения. Отсюда следует, что необходимо различать отдельные способы и формы бега, которые характеризуются особенностями морфологии и биомеханики локомоторного аппарата.

Приспособление к бегу — это специализация в скоростном движении. В основу классификации способов бега могут лечь способы достижения скорости. Ускорение телу может придаваться толчком задних и передних конечностей, а также сгибательно-разгибательными движениями позвоночного столба. Они могут работать и порознь и вместе в разных комбинациях у разных животных. Не может быть сомнения, что именно это должно лежать в основе выделения отдельных способов бега млекопитающих.

Наиболее выгодное положение для передачи толчка туловищу имеют задние конечности (Ковалевский, 1873; Bekker, 1955; Gray, 1961; Rashevsky, 1961, и др.), поэтому следует ожидать, что всякая специализация в беге будет идти по линии прогрессивного увеличения их роли. Роль позвоночного столба и передних конечностей при специализации в беге всегда бывает менее существенна.

Способ бега, при котором для придания телу ускорения используется только толчок задних конечностей я называю металокомоторным. Если, кроме толчка задними конечностями, в придании ускорения туловищу почти такую же роль играют передние конечности, то такой способ бега я предлагаю называть дилокомоторным. Можно выделить два направления приспособления позвоночного столба. При дорзостабильном спина на всем протяжении цикла остается жесткой, а при дорзомобильном в сообщении туловищу ускорения активно участвуют сгибательно-разгибательные движения позвоночного столба.

Подводя итоги рассмотренному выше материалу, можно заключить, что у млекопитающих наблюдается специализация в четырех способах бега: металокомоторном, металокомоторном дорзомобильном, дилокомоторном дорзостабильном и дилокомоторном дорзомобильном (табл. 34, рис. 216).

Оценить значение этих четырех способов бега лучше всего, рассмотрев их возникновение в разных группах млекопитающих. Млекопитающие могут передвигаться очень разнообразными аллюрами, большинство из которых характерно только для представителей этого класса животных и несвойственно рептилиям и амфибиям. Ревизия взглядов на причины происхождения такого разнообразия аллюров привела к необходимости

рассмотреть вопрос о первичном образе жизни млекопитающих. В результате предлагается новая гипотеза о первичном полуроющем образе жизни общих предков сумчатых и плацентарных млекопитающих.

Рытье и разгребание верхних слоев почвы или лесной подстилки привело к тому, что первичные млекопитающие работали одновременно или попеременно двумя передними конечностями при опоре на две задние конечности сразу. Это нарушает координационный двигательный механизм, свойственный низшим тетраподам и основанный на симметрично-диагональной последовательности движения конечностей, когда за движением передней следовало обязательное перемещение задней конечности противоположной стороны. Кроме того, при рытье выгоднее, чтобы бедренная

Рис. 216. Схема происхождения и развития способов и форм бега у млекопитающих.

кость располагалась параллельно плоскости симметрии туловища (парасагиттально), что обеспечивает наилучшие условия опоры при работе конечностей, так как в этом случае давление распространяется через костно-связочный аппарат, а не влияет на активное действие мышц. Таким образом, возникновение асимметричного координационного механизма и перестройка локомоторного аппарата, которые имели место при переходе от рептилий к млекопитающим, могут быть объяснены первичным полуроющим образом жизни общих предков сумчатых и плацентарных.[1]

Первичный полуроющий образ жизни предков млекопитающих связан с их относительно малой подвижностью, но прогресс млекопитающих должен был привести к ускорению движения. Приобретенное парасагиттальное положение конечностей и асимметричная последовательность их движения делали наиболее выгодным способом ускорения движения прыжки. Примитивные *Tetrapoda* пользуются только симметричными аллюрами, при которых непосредственно за окончанием фазы опоры начи-

[1] Многие исследователи принимают иную гипотезу и признают первичным лазающий образ жизни предков млекопитающих. Критика этой гипотезы приведена выше (стр. 53—57).

Таблица 34

Приспособление к разным способам бега у животных разных групп

Способ бега	Собственные материалы	Предположительно (по литературным описаниям)
Металокомоторный	*Macropodidae, Muridae, Gerbillinae. Cricetinae, Dipodidae, Capromyidae.*	*Dasyuridae, Peramelidae, Soledontidae, Macroscelidae, Pedetidae, Heteromyidae, Octodontidae.*
Металокомоторный дорзомобильный	*Lagomorpha.*	*Ctenodactylidae, Chinchillidae.*
Дилокомоторный дорзомобильный	*Sciuridae, Carnivora.*	
Дилокомоторный дорзостабильный	*Proboscidea, Artiodactyla, Perissodactyla, Dasyproctidae.*	*Caviidae, Hydrochoeridae, Hyracoidea.*

нается перемещение конечностей вперед для обеспечения следующего толчка. Сохранение этого первичного нервно-мышечного ритма рефлекторных цепей при асимметричном прыжке приводит к тому, что задние конечности в воздухе заносятся пропорционально скорости бега. Такой аллюр назван мной примитивным рикошетирующим прыжком. Первично он прогрессивен, так как уже в воздухе позволяет толчковым конечностям подготовиться к следующему отталкиванию.

Освоение открытых пространств животными, двигающимися с помощью примитивного (четырехногого) рикошета (сумчатые, насекомоядные, грызуны), сопровождалось возрастанием скорости их движения, что в первую очередь достигалось увеличением длины прыжка, т. е. расстоянием, проходимым животным за время свободного полета. Это требовало, с одной стороны, прогрессивного развития задних конечностей, а, с другой — приводило к тому, что задние конечности играли все большую и большую роль в локомоции. Они принимали на себя роль не только движетелей животного, но и амортизаторов сил, возникающих при приземлении его после прыжка, т. е. узурпировали роль, ранее выполнявшуюся передними конечностями. Это было простым следствием увеличения заноса задних конечностей при увеличении продолжительности свободного полета. Вершиной специализации в примитивном рикошетирующем движении является, таким образом, настоящий (двуногий) рикошет (сумчатые, насекомоядные, грызуны). Иного пути ускорения движения у животных, двигающихся примитивным рикошетирующим прыжком, не было. В то же время кажется, что примитивный рикошет, будучи основанным на примитивном нервно-мышечном механизме движения конечностей, что выражается в переносе их вперед сразу же после отрыва от субстрата, должен был быть исходным аллюром у млекопитающих. Недаром так двигаются в основном животные, относящиеся к примитивным группам (табл. 34). Единственным способом бега, который мог развиваться на базе примитивного рикошета, был металокомоторный.

Однако примитивный рикошет не был универсальным аллюром. Как уже говорилось, он был особенно эффективен в условиях открытых пространств. Освоение иных местообитаний, связанных с преодолением препятствий, перепрыгиванием с камня на камень или с ветки на ветку, потребовало

новой перестройки координационного аппарата. В этих условиях оказалось выгодным несколько задержать вынос задних конечностей вперед после отталкивания. Это давало несколько преимуществ. Во-первых, это позволяло уменьшить крутизну прыжков через препятствия, а во-вторых, сделать прыжки более стабильными. Ясно, что последнее особенно важно при прыжках с одного предмета на другой при изменчивом расстоянии между ними. Ведь при примитивном рикошете приземление животного на передние или задние конечности всегда зависит не от потребности самого животного, а от величины прыжка. Так появился галоп. Во время галопа перемещение задних конечностей вперед после приземления на передние конечности может осуществляться: 1) за счет сгибания спины, 2) за счет активного подтягивания туловища передними конечностями, 3) обоими способами вместе. Все эти три способа подтягивания конечностей обеспечивают также и ускорение движения, а тем самым могут служить основой, на которой развивается специализация в способах бега. Интересно отметить, что у галопирующих млекопитающих действительно используются все три возможные способа специализации в беге. Развитие каждого из них имеет прямую связь с повадками и образом жизни предков рассматриваемой группы.

Использование сгибательно-разгибательных движений спины для ускорения имеет широкое распространение у многих млекопитающих, хотя сгибание и разгибание позвоночного столба малоэкономично. Дело в том, что движение спины обеспечивается подвижностью между всеми сегментами позвоночника, а трение в межсегментных суставах и работа расчлененных мышц приводит к значительным потерям энергии.

У предков зайцеобразных, живших в россыпях камней, перепрыгивание со скалы на скалу вело к тому, что задние конечности подтягивались к приземлившимся передним за счет активного сгибания спины. В то же время передние конечности не могли облегчить появления в цикле второй стадии свободного полета, т. е. они играли в основном амортизационную роль. Сохранение такого типа работы позвоночного столба и передних конечностей при выходе зайцеобразных на открытые пространства привело к развитию металокомоторного дорзомобильного способа бега, где ускорение обеспечивается в основном толчком задних конечностей и активным сгибанием спины (табл. 34).

История развития хищников связана с выработкой разных приемов охоты. Скрадывание добычи, выжидание ее в засаде были свойственны в той или иной степени всем хищникам. Используя любые неровности почвы, маскируясь в засаде, хищник сближается с жертвой для того, чтобы внезапным броском преодолеть оставшееся пространство. И вот тут-то сгибание и разгибание позвоночного столба оказывается полезным, поскольку малая экономичность этого движения компенсируется достижением большой скорости на небольших расстояниях. При дальнейшей специализации в быстром беге, даже если основным приемом охоты становится длительный угон добычи (семейство собак), во время которого не требуется особой подвижности спины, сгибательно-разгибательные движения позвоночного столба продолжают использоваться для увеличения скорости бега. Происходит это так. Прыжок хищика осуществляется толчком задних конечностей при одновременном активном разгибании спины. После приземления вынос задних конечностей вперед происходит за счет толчка передних конечностей и сгибания спины. При этом толчок передних конечностей столь силен, что животное вторично оказывается в воздухе. В результате для хищников становится характерным дилокомоторный дорзомобильный способ бега, при котором скорость движения обеспечивается не только толчком задних и передних конечностей, но и сгибательно-разгибательными движениями позвоночного столба.

У беличьих, лазающие предки которых, вероятно, перепрыгивали с ветки на ветку, вырабатывалось приспособление к подтягиванию тела и задних конечностей на очередную ветку за счет работы передних конечностей и активного сгибания спины. Как следствие этого при переходе на землю у беличьих развивается галоп и аналогичный хищникам способ бега.

Если особенности образа жизни не требовали специального развития подвижности спины, возникали приспособления к фиксации позвоночного столба. Скоростной бег многих растительноядных форм не требовал развития подвижного позвоночника, и поэтому у копытных, хоботных, агутиобразных появляются специальные жесткостные устройства, обеспечивающие стабильность позвоночника на протяжении цикла бега. В этом случае развивается дилокомоторный дорзостабильный способ бега, при котором работают задние и передние конечности, а спина остается жесткой.

Среди современных млекопитающих мне не известно ни одного вида, движение которого можно было бы считать промежуточным между какими-либо из перечисленных четырех способов бега. Наоборот, специализация в каждом способе бега приводит ко все более выраженным морфологическим различиям. Кроме того, приспособление к определенному способу бега характерно для обширных групп животных, порядка отрядов и — реже — надсемейств и семейств. Последнее свидетельствует о происхождении способов бега на заре развития той или иной группы животных и его усовершенствования по характерному для данной группы пути. Однако каждый из ведущих способов бега мог возникнуть в разных группах независимо друг от друга. В этом случае нужно ожидать, что одинаковые механизмы движения будут осуществляться несходными морфологическими особенностями скелета и мышц.

КЛАССИФИКАЦИЯ ФОРМ БЕГА

В ходе специализации в каждом способе бега в зависимости от конструкции животных и условий, в каких эта специализация происходила, появились особые разновидности этих способов, названные здесь формами бега. Их характеристика учитывает скорость, выносливость, тип амортизации толчков, характер перемещения центра тяжести и т. д.

Металокомоторный способ бега. У специализированных двуногих млекопитающих передача толчка туловищу осуществляется двумя способами. В первом случае происходит активное сгибание и разгибание крестцово-поясничного отдела (мягкий рикошет *Macropodidae*), во втором — развиваются специальные устройства, ограничивающие движения в этой области (жесткий рикошет *Dipodidae*, *Macroscelidae*, *Pedetidae* и др.). Малоспециализированные в беге грызуны амортизируют толчок передними конечностями (примитивный рикошет *Muridae*, *Cricetidae*). Следовательно, характер амортизации позволяет различать в металокомоторном способе бега: примитивный, мягкий и жесткий рикошеты (табл. 35, рис. 216).

Металокомоторный дорзомобильный способ бега. К этому способу приспосабливаются только зайцеобразные и, возможно, шиншиловые. Механика бега в этих группах животных различается не настолько, чтобы стоило бы выделять особые формы бега. Целесообразно просто говорить о большей и меньшей специализации в этом способе бега.

Дилокомоторный дорзостабильный способ бега. К этому способу бега приспосабливаются копытные, хоботные и агутиобразные. Разнообразие образа жизни этих животных, высокоспециализированных в беге, делает особо необходимым выделение разных форм бега. Можно выделить три основные типа местообитаний копытных, определяющие специфику механики движения, а именно: лесные биотопы, открытые пространства и скалы.

Таблица 35

Приспособление к разным формам металокомоторного способа бега у животных разных групп

Форма бега	Собственные материалы	Предположительно (по литературным описаниям)
Примитивный рикошет	*Muridae*, *Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Zapodinae*, *Capromyidae*.	*Metachirops*, *Marmota*, *Dasyurus*, *Selevinia*, *Octodontidae*, *Soledontidae*.
Жесткий рикошет	*Dipodidae*.	*Macroscelidae*, *Antechinomys*, *Macrotis*, *Perameles*, *Dypodomys*, *Pedetes*.
Мягкий рикошет	*Macropodidae*.	

Лесные местообитания наиболее разнообразны по условиям, однако их объединяет одна общая особенность, прямо отражающаяся на механике движения. В лесах копытные вынуждены постоянно сталкиваться с многочисленными препятствиями. Тапиры, сохранившие, очевидно, исходный образ жизни, двигаются, используя таранную форму бега (табл. 36).

Таблица 36

Приспособление к разным формам дилокомоторного дорзостабильного способа бега у животных разных групп

Форма бега	Собственные материалы	Предположительно (по литературным описаниям)
Таранная	*Tapiroidea*.	*Suidae*
Скоростная	*Equidae*, *Rangifer*, *Taurotragus*, *Connochaetes*, *Gazella gutturosa*, *Saiga*.	*Strepsiceros*, *Gazella grandti*, *Oryx*.
Прыжково-скоростная	*Dama*, *Cervus*, *Capreolus*, *Ovis*, *Gazella subgutturosa*, *Dasyprocta*.	*Tragulidae*, *Moschinae*, *Antilocapra*, *Elaphurus*, *Hydrochoeridae*, *Hyracoidea*.
Прыжковая	*Capra*, *Rupicapra*.	*Ammotragus*, *Oreamnos*.
Ходульная	*Giraffa*.	*Okapia*, *Lithocranius*.
Полутяжелая	*Bos*, *Bison*, *Phöephagus*.	*Anoa*, *Ovibos*.
Тяжелая	*Proboscidea*.	

Траектория перемещения общего центра тяжести при движении тапира галопом относительно круче, чем при движении рысью. Для таранного бега, кроме того, характерен большой размах сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей. Это обусловливает малую экономичность данного способа бега. Более экономичен прыжково-скоростной бег, при котором препятствия преодолеваются в основном за счет увеличения прыжков. Как и при таранном беге, центр тяжести у животных с прыжково-скоростным бегом (табл. 36, рис. 216) перемещается при галопе

по более крутой траектории, чем при рыси и иноходи, но размах сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей у них уменьшается.

Столбовой дорогой эволюции копытных было освоение открытых пространств. Уже из этих местообитаний они вторично могли перейти в другие биотопы. Во всех открытых биотопах единственным средством защиты от хищников может быть быстрота и выносливость. Поэтому бег копытных на открытых пространствах можно назвать скоростным (табл. 36). У животных, приспособленных к этой форме бега, центр тяжести перемещается по пологой траектории при галопе и по более крутой при рыси и иноходи. Скорость бега зависит в основном от увеличения количества шагов в единицу времени, а не от размера каждого шага.

К особым условиям движения приспособились скальные копытные. Своеобразным способом защиты от хищников у них становятся короткие перебежки от укрытия к укрытию и перепрыгивание с одной скалы на другую. При этом способность к большим прыжкам у них заменила специализацию в быстром беге, в связи с чем такое движение названо прыжковой формой бега. Для прыжкового бега характерны малые скорости (в скалах большие скорости могут оказаться опасными) и малая выносливость (несколько прыжков избавляют копытное от преследования). Направление специализации в прыжковой форме бега диаметрально противоположно специализации в скоростном беге, так как для больших прыжков необходима крутая траектория перемещения центра тяжести, а при скоростном беге, наоборот, пологая траектория, которая более экономична.

Для ряда групп копытных и хоботных, для последних в особенности, характерно увеличение размеров тела в филогенезе. Если первоначально увеличение размеров тела играет подчиненную роль в выработке особенностей механики движения, то постепенно оно становится все более существенным и, наконец, у крупных форм оказывает большее влияние на механику движения, чем характер местообитания. И у них появляются полутяжелая и тяжелая формы бега (табл. 36). Для животных, приспособленных к полутяжелой форме бега, характерно заметное уменьшение угла шага и вертикальных перемещений центра тяжести. У крупных копытных, приспособленных к полутяжелому бегу, освоивших разные биотопы, механика бега в каждом отдельном случае имеет свою специфику. Так, например, галоп степных бизонов даже на глаз отличается от галопа лесного зубра. Тем не менее общий характер движения, зависящий от размеров тела животного, превалирует над этими частными различиями.

Основная линия филогенетического развития хоботных, корни которых, как и у копытных, уходят в группу кондилартр, связана с прогрессивным увеличением массы тела. В результате современные слоны оказываются наиболее крупными наземными животными. Древние мелкие предки хоботных были обитателями тростниковых болотистых зарослей и, по всей вероятности, бегали сходно с современными тапирами (таранный бег). В этих же биотопах происходило основное развитие группы. Уже сильно увеличенные в размерах хоботные освоили и лесостепные участки, где они стали питаться ветками и листьями из крон деревьев. В связи с этим, кроме прогрессивного увеличения размеров, у хоботных наблюдается также удлинение конечностей. Огромная тяжесть тела и длинные конечности привели к развитию столбообразной постановки конечностей и появлению специфичной тяжелой формы дилокомоторного дорзостабильного способа бега (табл. 36). Для нее характерны крайне малые колебания центра тяжести, что возможно благодаря очень незначительным вертикальным перемещениям тазобедренного сустава и верхушки лопатки. Кроме того, слоны вторично потеряли способность к асимметричным аллюрам, и их основным скоростным аллюром становится быстрый шаг, во время которого по крайней мере одна конечность всегда остается на земле.

Некоторые копытные приспосабливаются к питанию в основном листьями и ветками деревьев. Это ведет к удлинению конечностей и шеи, что в свою очередь приводит к соответствующим изменениям механики движения во время бега. Появляется способность передвигаться на выпрямленных ногах, особенно в их дистальных суставах. Такой тип передвижения удобно назвать ходульной формой бега (табл. 36).

Таким образом, из таранной формы дилокомоторного дорзостабильного способа бега в связи с освоением открытых пространств развивалась скоростная форма бега; вторичный переход в лесные биотопы ведет к возникновению прыжково-скоростной формы бега. Некоторые потомки этой ветви копытных с переходом на веточный корм приспособились к ходульному бегу. Освоение скал животными, приспособленными к скоростному бегу привело к выработке прыжкового бега. Увеличение же массы тела определило появление полутяжелой, а у слонов и тяжелой форм бега.

Таблица 37

Приспособление к разным формам дилокомоторного дорзомобильного способа бега у животных разных групп

Форма бега	Собственные материалы	Предположительно (по литературным описаниям)
Стремительная Выносливая	*Acinonyx*. *Canis*, *Lycaon*, *Vulpes*.	*Otocyon*, *Megalotis*, *Cyon*, *Lyciscus*, *Lupulella*.

Дилокомоторный дорзомобильный способ бега. Приспособление к бегу у хищников тесно связано с приемами охоты, поэтому выделение форм бега у них должно зависеть от различий механики движения, связанной с приемами ловли жертвы. Специализация в быстром беге у хищников может развиваться двумя путями: в стремительном беге на короткие расстояния или в длительном угоне добычи. Развивать большие скорости, превышающие скорости жертвы, имеет смысл только с того момента, когда хищник оказывается обнаруженным. Поэтому стремительный бег рассчитан у них на скорость, но не на выносливость. Наоборот, угон добычи требует длительного преследования, изматывающего жертву. В связи с этим формы бега хищников можно определить как стремительную и выносливую (табл. 37 и рис. 216), различающиеся требованиями к его экономичности и скорости. Характер местообитания хищников не имеет существенного значения в развитии механики движения. Хотя стремительный бег и вырабатывается у хищников исключительно в открытых местах, однако в этих условиях другие хищники специализируются в выносливом беге. Поэтому для хищников характер местообитания, стоящий на первом месте для группы копытных, не играет роли при определении форм бега.

Приспособление к бегу у куньих и медведей очень своеобразно, поскольку скорость движения у них определяется переразвитием передних конечностей (медведи) и спины (куньи), вызванным характерными для этих животных повадками, не имеющими отношения к наземному бегу.

АЛЛЮРЫ, СПОСОБЫ И ФОРМЫ БЕГА

Подробное исследование аллюров млекопитающих началось еще в прошлом столетии. За последнее время большие успехи были достигнуты в классификации аллюров (Howell, 1944; Hildebrand, 1963, 1966; Суханов,

1963, 1967, 1968; Гамбарян, 1967а, 1967б). Оказалось, что млекопитающим свойственно огромное разнообразие аллюров. Естественно, что некоторые исследователи связывали особенности строения органов движения животных с предпочитаемыми ими аллюрами (Соколов и др., 1964). И, действительно, большинству животных свойственна различная избирательность аллюров. Однако вопрос о наличии или отсутствии зависимости строения органов движения от аллюров требует специального обсуждения. Кажется более целесообразным различать, с одной стороны, аллюры, а с другой — способы и формы бега, и именно в последних искать причины изменений в аппарате движения.

В движении *Tetrapoda* можно рассматривать две стороны: механику движения и механизм построения движения. Механика движения определяется физическими параметрами самого движения: скоростью передвижения тела, размахом и углом шага, углами в суставах конечностей и ускорением тела и его частей и т. д. Механизм построения движения характеризуется определенной последовательностью перемещений конечностей и скоростью смен отдельных фаз и стадий, выполняемых нервно-мышечным аппаратом в цикле движения.

Для аллюра имеет значение только механика построения движений. В этом отношении очень показательно экспериментальное изучение механизма построения движений (Аршавский и др., 1965; Шик и Орловский, 1965; Орловский и др., 1966а, 1966б; Шик и др., 1966). В опытах было показано, что изменение аллюров (изменение последовательности движения и скорость смен стадий в цикле) можно вызвать, регулируя интенсивность раздражения двигательных центров среднего мозга.

Зависимость морфологии двигательного аппарата от способа бега частично может затушеваться наличием избирательности аллюров. Часто у животных одного какого-либо вида бывает лишь один аллюр. Однако и здесь можно показать, что ведущую роль играет специализация именно в данном способе бега. В группе животных иногда можно подобрать ряд форм с разной степенью специализации в беге, который иллюстрирует синхронное изменение способа бега и аллюра.

Первичным асимметричным аллюром млекопитающих, по всей вероятности, был примитивный рикошетирующий прыжок. Специализация в беге у животных, приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку, происходила синхронно с изменением характерного для них аллюра и постепенно обеспечивала переход на двуногий рикошет. Во многих группах млекопитающих можно найти все звенья постепенного повышения специализации в беге, сопровождающиеся изменениями характерного для них примитивного рикошета на двуногий рикошет. И, более того, малоспециализированные формы передвигаются только примитивным рикошетирующим прыжком, промежуточные — как примитивным рикошетирующим прыжком, так и двуногим рикошетом, а специализированные, даже при медленном движении — только двуногим рикошетом (*Muridae*, *Gerbillinae*, *Cricetinae*, *Dipodidae*, *Dypodomiidae*, *Macroscelidae* и др.). В этом случае мы видим почти полную синхронизацию изменений в способах бега с избирательностью характерного для данного вида аллюра, который при этом не меняется даже при изменении скорости движения. Изменения касаются только размеров шага и частоты шагов в единицу времени. Аналогичная синхронизация смен типов аллюра по мере специализации в наземной локомоции наблюдается и у низших *Tetrapoda* (Суханов, 1967, 1968).

Более сложная картина наблюдается при изучении избирательности аллюров у животных, освоивших разные формы галопа. Галоп беличьих выработался в связи с приспособлением их предков к перепрыгиванию

с ветки на ветку. При этом каждый прыжок оканчивался падением на очередную ветку передними конечностями, к которым затем подтягивались и задние конечности. Сохранение этого типа движения и при перебежках по земле вело к выработке парного галопа в качестве характерного скоростного аллюра для всех беличьих. При исследовании следов тонкопалого, длиннохвостого, обыкновенного сусликов, а также персидской и обыкновенной белок видно, что почти при всех скоростях движения они пользуются только парным галопом. Таким образом, для беличьих характерен парный галоп, так же как для разобранных выше млекопитающих примитивный и двуногий рикошет. Однако любые изменения глубины специализации в беге среди беличьих никак не отражаются на изменении избранного ими аллюра. Высокоспециализированные в прыжках белки, как и высокоспециализированные в скоростном беге тонкопалые суслики, несмотря на глубокие отличия механики движения, пользуются одним и тем же парным галопом. Для более крупных представителей этого семейства при замедлении движения уже характерно использование симметричных аллюров (рысь, шаг и т. д.).

Исследование следов ласки, горностая, куницы и других мелких куньих показало, что и им очень часто при любой скорости движения свойственно передвижение парным галопом. Так же как и у беличьих, изменение глубины специализации в беге не отражается у них на изменении характерного аллюра. Более крупные куньи (барсук, медоед, росомаха и др.) при медленном движении свободно пользуются и другими аллюрами: рысью, разными формами шага и т. д.

У зайцеобразных, как мелких, так и крупных, характерным аллюром оказывается полупарный галоп, не меняющийся при разных скоростях движения. Этот тип галопа остается постоянным и при разной глубине специализации в беге зайцеобразных.

Описание большинства известных аллюров млекопитающих было сделано при исследовании движения лошади, для которой, как и для большинства копытных, крупных хищников, многих крупных грызунов, даманов и наземных неполнозубых, характерно чрезвычайно большое разнообразие аллюров. Однако и это разнообразие возможных аллюров для каждого вида животных отнюдь не означает, что у них полностью отсутствует избирательность аллюров. Ведь существуют лошади-рысаки, иноходцы; известно также, что большинство парнокопытных и хищников используют в качестве скоростного аллюра латеральный галоп, а лошади — диагональный; для слонов скоростным аллюром будет быстрый шаг и т. д. Однако у этих млекопитающих аллюр при разных скоростях всегда меняется, а специализация в беге не связана с избирательностью какого-либо аллюра.

Таким образом, взаимозависимость усовершенствования наземной локомоции и аллюров у *Tetrapoda* может иметь три варианта.

1. Для каждого вида животного характерен один определенный аллюр, не меняющийся при изменении скорости движения. В систематической же группе, к которой принадлежит это животное, аллюр меняется синхронно с повышением глубины специализации в беге (низшие *Tetrapoda*, приспособленные к рикошетирующим прыжкам, млекопитающие *Muridae*, *Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Dipodidae*, *Dypodomiidae*, *Macroscelidae*, *Marcopodidae* и др.).[2]

2. Использование одного определенного аллюра и независимость его от скорости движения сохраняется, а связь изменения аллюра со сте-

---

[2] Аллюр не меняется в характерных для животного основных пределах скоростей. При очень медленном движении аллюр все же изменяется.

пенью специализации в беге пропадает (*Lagomorpha*, мелкие куньи, мелкие беличьи и др.).

3. Повышение скорости движения имеет прямую связь с изменением аллюра. Для животных характерно использование многих аллюров, причем у животного одного вида и даже в разные периоды жизни индивидуума избирательность аллюра может сильно меняться. Вместе с тем никакой связи между глубиной специализации в беге и изменением аллюров тоже не наблюдается.

Для млекопитающих, приспособленных к рикошетирующим прыжкам, и для зайцеобразных глубоко специфичны те аллюры, которые не зависят даже от величины их тела. У куньих и беличьих специфичность аллюров нарушается только для крупных представителей этих групп. Специфичность аллюров для первых двух групп млекопитающих связана, по-видимому, с разными темпами развития передних и задних конечностей и их высокой функциональной неравноценностью. Все это приводит к тому, что переход со свойственных им асимметричных аллюров на симметричные, при которых роль передних и задних конечностей выравнивается, становится затруднительным. Хотя у беличьих и куньих роль передних и задних конечностей отличается мало, для мелких животных даже при медленном движении прыжки не затруднительны и облегчают преодоление разных незначительных препятствий. Для крупных же видов прыжки оказываются выгодными только при скоростном движении, и на малых скоростях эти животные переходят на симметричные аллюры.

Даже при использовании и избирательности идентичных аллюров механизм движения у разных млекопитающих может быть глубоко специфичным. Способы и формы бега как раз и должны характеризовать особенности этой механики. При этом специальное внимание следует придавать механике движения при наиболее скоростных аллюрах, поскольку они имеют наибольшее значение для изменения скелета и мышц. Это не исключает того, что особенности движения и при меньших скоростях могут дать дополнительный материал для характеристики способов и форм бега.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ СО СПОСОБАМИ И ФОРМАМИ БЕГА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Особенности строения позвоночного столба

Рассмотренная выше классификация способов и форм бега показывает, что работа позвоночного столба принципиально различна при разных путях специализации в беге. Поэтому естественно ожидать глубоко специфических перестроек позвоночника, связанных с его определенной функцией. При металокомоторном способе бега функция позвоночного столба прямо связана с амортизацией толчков. Способ же амортизации взят как критерий для выделения особых форм в этом способе бега. Естественно ожидать специфику в развитии позвоночника, морфологически обеспечивающую разные его функции для каждой формы этого способа бега. Активное влияние подвижности спины на придание ускорения телу животного, которое обычно характерно для дорзомобильных металокомоторного и дилокомоторного способов бега, приводит к специальным приспособлениям, обеспечивающим вертикальные изгибания позвоночника в цикле бега. Дилокомоторный дорзостабильный способ бега должен привести к перестройкам, обеспечивающим жесткость спины.

Одинаковая роль позвоночного столба, возникающая в разных группах животных независимо, может привести к характерным изменениям в его строении, без глубокого конвергентного сходства.

Таким образом, в строении позвоночника можно ожидать специфических особенностей, с одной стороны прямо зависящих от способов и форм бега, а с другой — связанных с историей развития группы.

Разный принцип амортизации толчков у животных, приспособленных к металокомоторному способу бега, связан со своеобразными изменениями в позвоночном столбе. У приспособленных к примитивному рикошетирующему прыжку грызунов конвергентно развивается орган амортизации позвоночного столба (*Muridae*, *Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Myocastoridae*), представляющий собой сильно развитый остистый отросток II грудного позвонка, к верхушке которого присоединяется треугольная пластинка. От последней к впереди лежащим остистым отросткам I грудного и последних шейных позвонков протягивается ряд сухожильных тяжей, постепенно натягивающихся после приземления животного на передние конечности. Этот орган усовершенствуется по мере специализации в примитивном рикошетирующем прыжке, а затем вторично упрощается и совсем исчезает при переходе на двуногий рикошет. Несмотря на глубокое конвергентное сходство органа амортизации позвоночного столба у отдельных грызунов, в нем имеются специфические особенности, характерные для отдельных групп. Так, например, для той же плавности разгибания отдела позвоночника, расположенного позади II грудного позвонка, у *Muridae* удлиняются остистые отростки III и IV грудных позвонков и увеличивается их наклон назад, а у *Gerbillinae* укорачиваются. Возврат в исходное положение треугольной пластинки у *Cricetinae* и *Muridae* обеспечивается полуостистой мышцей, у *Myocastoridae* — связочным аппаратом, а у *Gerbillinae* — многораздельной мышцей и т. д.

У животных, приспособленных к примитивному рикошету, остистые отростки последних поясничных позвонков направлены с наклоном вперед, а первых крестцовых — с наклоном назад. В связи с этим удлиняется крестцово-поясничный отдел надостистой связки. Кроме того, у более специализированных форм *Conilurus*, *Gerbillus* остистый отросток I крестцового позвонка заметно редуцируется, что еще более удлиняет надостистую связку, перекидывающуюся с остистого отростка последнего поясничного позвонка на II крестцовый. Удлинение этого участка малорастяжимой связки при общей его жесткости приводит к улучшению амортизационных свойств всей области. Пояснично-крестцовый отдел позвоночного столба животных, приспособленных к жесткому рикошету, плавно меняет конфигурацию этой области в очень ограниченных пределах с быстрым возвратом в исходное состояние. Происходит это в результате сильного разрастания остистого отростка последнего поясничного позвонка и III или IV крестцового позвонка. Между ними натянута надостистая связка, к которой от рудиментарных остистых отростков первых крестцовых позвонков простираются веерообразные сухожильные пластинки. Эти образования играют роль растяжки надостистой связки при ее сильном напряжении.

Наконец, у приспособленных к мягкому рикошету кенгуру остистые отростки поясничных и крестцовых позвонков параллельны, слабо развиты и между ними располагается межостистая мышца; надостистая связка, характерная для животных, приспособленных к жесткому рикошету, полностью отсутствует.

Копытные, хоботные и агутиобразные независимо приспособились к дорзостабильному дилокомоторному способу бега. Жесткость позвоночного столба у копытных достигается сильным разрастанием остистых отростков, передне-задним расширением их верхушек, соединенных друг с другом малорастяжимой надостистой связкой, и возникновением замков на суставных отростках. Кроме того, у копытных поперечнореберные отростки поясничных позвонков располагаются в строго горизонтальной

плоскости и расширяются к концу, на котором закрепляются межпоперечные связки. У хоботных наблюдается аркообразное строение грудного и поясничного отделов позвоночного столба. Поперечнореберные отростки и замки на суставных отростках у них фактически отсутствуют. Боковая же жесткость позвоночника обеспечивается сильным укорочением его поясничной области [3] и соединением последнего ребра сухожильной пластинкой с крылом подвздошной кости. У агутиобразных жесткость позвоночника проистекает из разрастания суставных отростков, соединенных с ближайшими остистыми отростками пучками полуостистой мышцы, имеющими хорошо выраженные сухожильные зеркала.

У хищников, приспособленных к дорзомобильному дилокомоторному способу бега, в отличие от копытных, хоботных и агутиобразных, сгибательно-разгибательные движения позвоночного столба активно способствуют ускорению движения. При этом верхушки остистых отростков не расширяются, а сужаются, надостистая связка замещается серией веерообразных сухожильных пластинок, обеспечивающих большой размах движения, а у куньих, для которых особенно важна подвижность позвоночника, остистые отростки еще больше сокращаются и при полном отсутствии межостистых связок сильного развития у них достигают межостистые мышцы. Специализация в беге у хищников, кроме указанного выше, связана с мощным усилением разгибателей спины.

У зайцеобразных, приспособленных к дорзомобильному металокомоторному способу бега, активное сгибание позвоночного столба имеет даже большее значение для скорости движения, чем его разгибание. Мы видим, что у них чрезвычайно сильно развиваются сгибатели позвоночного столба, достигая 7.8—9.5% веса мышц конечностей, при 2.0—4.4% у других млекопитающих. Кроме того, у наиболее специализированных в беге форм появляются вентральные остистые отростки на последних грудных и первых поясничных позвонках, обеспечивающие увеличение рычагов приложения сил при сгибании позвоночного столба.

Как видно из вышеизложенного, каждый способ бега, а для металокомоторного и каждую форму бега, можно хорошо определить по строению позвоночника. Одновременно выяснилось, что если животные развили определенную форму или способ бега путем, независимым друг от друга, то в строении позвоночного столба обнаруживается глубоко специфические морфологические особенности схожих функциональных типов работы.

Особенности строения скелета конечностей

Задние конечности при специализации во всех способах бега дают основной толчок для придания ускорения туловищу. Схема придания телу ускорения всегда одинакова. Толчок осуществляется в фазе опоры, в подготовительном периоде которой коленный и голеностопный, а нередко и тазобедренный суставы сгибаются, а в разгонном разгибаются. При этом для скорости бега и увеличения величины прыжков выгодно удлинение конечностей. Все это вместе приводит к тому, что конвергенция в соотношениях длин сегментов скелета задних конечностей при специализации в разных способах и формах бега чрезвычайно велика. В связи с различной ролью передних конечностей у животных, приспособленных к отдельным способам бега, в соотношении размеров сегментов передних и задних конечностей наблюдаются большие различия. Кроме того, на размеры сегментов конечностей влияют размеры тела, особенности механики движения и т. д. Поэтому их полезнее рассматривать в пределах приспособления к отдельным способам бега.

---

[3] У слонов имеется всего два-три поясничных позвонка.

К металокомоторному способу бега приспосабливается бо́льшая часть примитивных млекопитающих: сумчатые, насекомоядные, грызуны. У животных всех этих групп специализация в беге выражается во все увеличивающейся роли задних конечностей, постепенно обеспечивающих переход к двуногому бегу. Разный уровень специализации в беге хорошо улавливается, во-первых, по соотношению длин передних и задних конечностей, во-вторых, по соотношению длин сегментов конечностей к длине позвоночного столба. Сравнение процентных отношений длин сегментов конечностей к суммарной длине поясничного и грудного отделов позвоночника показывает, что у малоспециализированных форм оно заметно меньше, чем у специализированных. Это видно в любой группе, имеющей более и менее специализированные формы. Так, у мышевидного хомячка по сравнению с джунгарским стопа увеличена в 1.8 раз, голень — в 1.3, а бедро — в 1.2 раза. У *Gerbillus* по сравнению с песчанками рода *Meriones* стопа больше в 1.8, голень — в 1.5, а бедро — в 1.1 раза. У *Conilurus* sp. по сравнению с пластинчатозубой крысой стопа увеличена в 2.1, голень — в 2.0, а бедро — в 1.5 раза. Наконец, у тушканчиков, разница специализации в рикошете у которых особенно заметна, у *Allactaga elater*, более специализированного в беге по сравнению с *Sicista betulina*, стопа увеличена в 2.2, голень — в 2.1, а бедро — в 1.5 раза.

Очень велика степень специализации в двуногом рикошете у кенгуру. Однако относительная длина стопы у них (52—72% длины поясничного и грудного отделов позвоночного столба) меньше, чем у специализированных тушканчиков (98—112%). Это явление находит свое объяснение при сравнении веса тела этих животных, который у кенгуру в 350—700 раз больше, чем у тушканчиков.

Изменение длин сегментов передних конечностей при специализации в металокомоторном способе бега заметно отличается от такового задних конечностей. Предплечье и кисть в связи со специализацией в беге сначала несколько увеличиваются, затем темп их удлинения замедляется, а при двуногом рикошете прекращается вовсе.

Таким образом, специализация в металокомоторном беге приводит к определенным изменениям в соотношении длин сегментов конечностей. Тем не менее эти изменения для каждой из трех форм бега неспецифичны. Можно лишь указать, что относительная длина стопы у животных, приспособленных к мягкому рикошету, возрастает меньше, чем у животных, приспособленных к жесткому рикошету. Однако эта способность скорее связана с увеличением веса тела, чем со спецификой бега.

Трудно уловить и специфичность изменений соотношений сегментов скелета конечностей в пределах отдельных систематических групп, так как процесс специализации в металокомоторном способе бега ведет к конвергентно схожему изменению соотношений сегментов скелета конечностей во всех исследованных группах.

У высокоспециализированных в беге зайцеобразных, приспособленных к дорзомобильному металокомоторному способу бега, длина сегментов задних конечностей заметно увеличена по сравнению с менее специализированными в беге формами. Так, у зайцев по сравнению с пищухами процентное отношение длины стопы к длине поясничного и грудного отделов позвоночного столба больше в 1.4—1.5 раза, голень же и бедро — только в 1.1 раз. Удлинение сегментов передних конечностей в связи со специализацией в беге у зайцеобразных выражено значительно слабее.

Сравнивая увеличение длины сегментов скелета конечностей, возникших из-за приспособления к металокомоторному и металокомоторному дорзомобильному способам бега, видно, что во втором случае темп удлинения сегментов передних конечностей заметно больше, чем в первом слу-

чае, а у приспособленных к дилокомоторному дорзостабильному и дорзомобильному способам бега темп удлинения сегментов передних конечностей не отстает от такового задних конечностей.

Дорзостабильный дилокомоторный способ бега независимо развивается у разных по величине и образу жизни парно- и непарнокопытных, хоботных и агутиобразных. Все млекопитающие, выработавшие этот способ бега, — высокоспециализированные бегуны, и соотношение длин сегментов их конечностей оказывается характерным для отдельных форм бега.

Расчеты показывают, что с увеличением угла вылета при каждом прыжке во время бега заметно увеличиваются средние силы, развиваемые в фазе опоры. Поэтому, несмотря на сравнительно малые скорости бега, у обитателей леса и кустарников, приспособленных к прыжково-скоростной форме бега, сегменты скелета их конечностей удлинены в относительно большей степени, чем у жителей открытых пространств, приспособленных к скоростной форме бега. Эти различия особенно хорошо улавливаются при сравнении животных приблизительно равного веса. Так, например, у сайги и дзерена процентное отношение длины стопы к длине поясничного и грудного отделов позвоночника равно 54—55%, тогда как у лесной косули — 70%, а у джейрана, тоже жителя кустарников, приспособленного к прыжково-скоростной форме бега, — 66%. Аналогичные отличия можно отметить и при сравнении длин сегментов конечностей у северного и лесных оленей. Длина стопы у северного оленя составляет 60% длины поясничного и грудного отделов позвоночного столба, а у близкого ему по величине благородного оленя — 66%. Для животных, приспособленных к двум приведенным формам бега, характерно относительное сокращение длин сегментов конечностей при увеличении массы тела. Так, например, у приспособленного к скоростной форме бега гну длина стопы равна 52% длины позвоночника, а у сайги и дзерена, как уже указывалось, — 54—55%. Аналогично у тяжелого марала — 60%, а у благородного оленя — 66%, у кулана — 58%, а у более крупной зебры — всего 53%. Дальнейший процесс сокращения относительной длины стопы наблюдается у животных с полутяжелой формой бега. Стопа у зубра и бизона равна 43—46% длины позвоночного столба.

Приведенные выше различия в длинах сегментов конечностей у животных, приспособленных к скоростной и прыжково-скоростной формам бега, казалось бы, должны свидетельствовать о дальнейшем увеличении длины стопы у животных с прыжковой формой бега, так как им приходится развивать еще бо́льшие силы в фазе опоры. Однако специализация в прыжковой форме бега у парнокопытных идет двумя путями. При первом в фазе опоры разгибание голеностопного сустава заметно отстает от такового коленного и тазобедренного суставов (козы), а во втором все эти суставы разгибаются синхронно (серны). В связи с этим у всех коз в фазе опоры чрезвычайно повышается нагрузка на излом стопы, а у серн нагрузка на стопу распространяется параллельно ее длине. В результате стопа у коз вторично заметно сокращается (49% длины позвоночника), а у серн не уступает таковой прыжково-скоростных форм (68% длины позвоночника).

Относительные размеры сегментов скелета конечностей тапиров, использующих таранную форму бега, очень близки к таковым у предков парно- и непарнокопытных. По-видимому, эта группа непарнокопытных, рано отделившись от их общего ствола, постоянно обитала в мало изменившихся по типу биотопах и сохранила очень примитивные соотношения в длинах сегментов конечностей. Например, длина стопы тапира приближается к 39% длины поясничного и грудного отделов позвоночного столба, что даже меньше, чем у копытных с полутяжелой формой бега.

Интересно отметить, что в естественных филогенетических рядах млекопитающих, прогресс которых шел по линии увеличения тела, тоже наблюдается сокращение длины стопы. Таким образом, сравнительно-анатомические и палеонтологические исследования свидетельствуют о вторичном укорочении стопы при возрастании массы тела животных.

Описанные взаимоотношения механики движения, веса тела с относительными размерами сегментов скелета конечностей не могут охватить всего разнообразия соотношений скелетных элементов. Ярким примером противоположного развития этих соотношений при необходимости в общем удлинении конечностей могут служить размеры сегментов конечностей у слонов и жирафы. По весу тела жирафы приближаются к самым крупным представителям семейства быков, передвигающихся полутяжелой формой бега, но относительные размеры их стопы и кисти (106 и 94% длины поясничного и грудного отделов позвоночника) превышают таковые даже у наиболее специализированных прыжково-скоростных копытных. У слонов же, наоборот, дистальные сегменты сокращены до 15—16% длины позвоночника, а бедро удлинено, достигая 56—59% длины позвоночного столба (при 31—48% у копытных). Длинные конечности позволяют слонам и жирафам, похожим по типу питания, с успехом употреблять в корм ветки и листья верхней части кроны деревьев. Уменьшение сгибающих моментов суставов конечностей у слонов происходит за счет сокращения дистальных сегментов и столбообразности постановки конечностей, выражающейся в выпрямлении проксимальных суставов конечностей.[4] У жирафы происходит выпрямление дистальных суставов, что тоже несколько уменьшает сгибающие моменты. По всей вероятности, противоположность направлений в изменении пропорций скелета и выпрямления суставов конечностей жираф и слонов может объясняться разными путями их филогенеза. Мелкие предки жираф — обитатели лесов, вероятно, приспосабливались к прыжково-скоростной форме бега, при которой наибольшего удлинения достигали дистальные сегменты конечностей. Это направление изменения длин сегментов сохранилось и при увеличении массы их тела, так как специфика питания жираф требовала общего удлинения конечностей. Отрицательные же последствия все увеличивающейся нагрузки на сгибание дистальных суставов компенсировалось их выпрямлением, что было полезно и для увеличения роста жираф. Мелкие предки слонов обитали в прибрежных болотистых зарослях и не нуждались в приспособлении к большим скоростям бега. Соотношение сегментов их конечностей приближалось к таковому современных тапиров (Osborn, 1936). Постепенное увеличение их веса приводило к уменьшению дистальных сегментов и выпрямлению проксимальных суставов. С выходом в разреженные леса в пищевом рационе слонов все большее значение приобретали ветки и листья, что приводило к необходимости удлинения конечностей. Это достигалось выработкой столбообразной постановки конечностей и удлинением их проксимальных сегментов.

Для всех животных, приспособленных к дорзостабильному дилокомоторному способу бега, работа передних конечностей имеет почти такое же значение для скорости, как и задних. Поэтому во всех прослеженных группах соотношение скелетных элементов передних конечностей мало отличается от такового задних конечностей.

Приспособление к дорзомобильному дилокомоторному способу бега наблюдается у хищников и беличьих, направление специализации в беге которых определяется у первых в основном охотничьими повадками,

---

[4] Сокращение дистальных сегментов конечностей при филогенетическом увеличении массы тела наблюдается не только у слонов, но и во многих группах млекопитающих (Gregory, 1912; Simpson, 1951, и др.).

а у вторых — древесным образом жизни. Можно считать, что один-два прыжка, характерных для всех кошек перед схватыванием добычи, у гепарда заменяется серией прыжков, представляющих собой стремительную форму бега. Выносливая форма бега волка и гиеновидной собаки выработалась в результате необходимости долгого преследования быстроходных копытных. Для обеих этих форм полезно удлинение конечностей. Удлинение сегментов конечностей у гепарда мало чем отличается от такового у других представителей семейства, потому что нагрузка во время стремительного бега гепарда почти такая же, как и при прыжках других кошек. Особенно трудно уловить этот процесс из-за большого разнообразия в размерах самих кошек, ибо у мелких кошачьих нужно ожидать большего относительного удлинения конечностей. У гепарда удлинение конечностей можно увидеть только лишь при сравнении его показателей с показателями кошек, близких ему по размерам (пума, ягуар, леопард).

Обратную картину можно видеть у собак. У последних охотничьи повадки более различны, чем у кошек: енотовидная собака, например, — форма, малоспециализированная в беге. Поэтому показатели удлинения скелета конечностей при специализации в беге у собак заметно лучше выражены, чем у кошек.

Особенности строения мышц конечностей и их связь со способами и формами бега

Специфическая связь строения и мощности развития мышц конечностей со способами и формами бега трудно уловима. При обоих дилокомоторных способах бега соотношение мощности мышц передних и задних конечностей нередко оказывается близким. Для металокомоторного дорзомобильного и металокомоторного способов бега специализация в быстрой наземной локомоции всегда связывается со все более выраженным усилением мышц задних конечностей при ослаблении (металокомоторный) или малом усилении (металокомоторный дорзомобильный) мышц передних конечностей. Связано это с исключительно амортизационной ролью передних конечностей, характерной для обоих этих способов бега.

В фазе опоры действие мышц приводит к перемещению туловища, а в фазе переноса развиваются положительные и отрицательные ускорения дистальных частей конечностей. Естественно, что мышцы, работающие в фазе опоры, подвергаются особенно большой нагрузке. В момент перехода с опоры на перенос резко меняется нагрузка на мышцы и для уменьшения вредных последствий этой перемены нагрузки к концу опоры включаются сгибатели суставов конечностей. Работают они в это время в уступающем режиме и поэтому переход с разгибания всех суставов конечностей на их сгибание в момент окончания опоры происходит автоматически. Активное действие разгибателей суставов конечностей придает ускорение телу. Специализация в беге связана с повышением скорости, и поэтому усиленно развиваются мышцы, придающие телу ускорение. Особенно велика нагрузка на разгибатели тазобедренного сустава, на которые падает основная роль передачи толчка туловищу. К разгибателям тазобедренного сустава относятся три группы мышц: ягодичные, короткие и длинные заднебедренные. Мышцы первых двух групп односуставные, и их режим работы имеет прямую связь с режимом сгибательно-разгибательных движений в тазобедренном суставе.

Функция группы длинных заднебедренных мышц меняется как от сгибательно-разгибательных движений, происходящих одновременно в тазобедренном и коленном суставах, так и от расстояния их начала и конца от центра движения в этих суставах. Из-за одновременного разгибания тазобедренного и коленного суставов сокращение длины соответствующих

мышц может быть менее выражено, чем в односуставных мышцах, а у тех, которые оканчиваются по голени дистально, может происходить удлинение мышцы к концу фазы опоры, несмотря на продолжающееся разгибание тазобедренного сустава. Усиление отдельных компонентов разгибателей тазобедренного сустава при специализации в разных способах и формах бега очень разнообразно. Так, приспособление к металокомоторному способу бега ведет к усилению разгибателей тазобедренного сустава во всех исследованных группах. У мышевидного хомячка по сравнению с джунгарским все три группы разгибателей тазобедренного сустава увеличены в 1.4 раза. В сем. *Muridae* усиление отдельных групп разгибателей тазобедренного сустава в процессе специализации в беге уже неодинаково. У *Conilurus* sp. по сравнению с пластинчатозубой крысой группа коротких заднебедренных мышц усилена только в 1.3 раза, длинных же заднебедренных — в 1.9 раза, а ягодичных — даже в 2.4 раза. У *Gerbillus* по сравнению с представителями рода *Meriones* разгибатели тазобедренного сустава в сумме усиливаются в 1.1—1.2 раза, а из отдельных компонентов заметно усиливается только группа коротких заднебедренных мышц, в то время как остальные группы мышц у *Gerbillus* могут быть даже слабее развиты, чем у представителей рода *Meriones*. У тушканчиков по сравнению с мышовкой наблюдаются разные пути усиления разгибателей тазобедренного сустава. У *Pygerethmus* и *Eremodipus* заметно усиливаются ягодичные мышцы, которые у остальных тушканчиков развиты почти так же, как у мышовки. У *Pygerethmus* группа коротких заднебедренных мышц даже слабее развита, чем у мышовки, а у остальных тушканчиков как длинные, так и короткие заднебедренные мышцы усилены по сравнению с таковыми мышовки в 2 и более раза. У кенгуру развитие разгибателей тазобедренного сустава почти такое же, как у тушканчиков. Из трех групп мышц у них немалая доля приходится на развитие ягодичных мышц, которые даже сильнее, чем у тушканчиков.

При специализации в металокомоторном дорзомобильном способе бега у зайцеобразных усилены длинные и короткие заднебедренные мышцы, которые у зайцев больше, чем у пищух, в 1.6—2.5 раза, группа же ягодичных мышц у них почти не отличается по мощности.

Специализация в дилокомоторном дорзомобильном способе бега в основном выражается в усилении группы коротких заднебедренных мышц.

Все копытные, хоботные и агутиобразные высокоспециализированы в дорзостабильном дилокомоторном способе бега. Вес разгибателей тазобедренного сустава у них, как и у всех других высокоспециализированных бегунов, составляет 48—55% веса мышц задних конечностей.

Соотношение мощностей трех групп разгибателей тазобедренного сустава у этих животных неравномерное. У непарнокопытных особенно заметно усиление ягодичных мышц. Так, у тапиров ягодичные мышцы составляют 14.3% веса мышц задних конечностей, у представителей семейства лошадей — уже 21.3—23.5%, а у большинства парнокопытных — только 7.5—11.8%. Если считать относительное развитие группы ягодичных мышц у тапира близким к исходному для всей группы, то в филогенезе непарнокопытных мы видим прогрессивное развитие группы ягодичных мышц. Из парнокопытных наибольший относительный вес группы ягодичных мышц наблюдается у гну (13.1% веса мышц задних конечностей). Среди парнокопытных у ряда групп наблюдается особое развитие коротких заднебедренных мышц (сайга, северный олень), а у других — длинных заднебедренных (куду, гну, бизон, як, жирафа и др.).

Причины отмеченных различий в развитии отдельных компонентов разгибателей тазобедренного сустава понять трудно. Некоторый свет на эти взаимодействия могут пролить разные соотношения в развитии скелета и мышц. Так, во всех случаях, когда усиливаются ягодичные мышцы,

одновременно наблюдается разрастание большого вертела бедренной кости. Одновременно с усилением коротких заднебедренных мышц наблюдается относительное сокращение размеров седалищной кости. Этот процесс легко заметить, рассматривая изображение тазового пояса и бедра разных животных при приравненной длине бедра (рис. 217). На этом рисунке ясно видно, что у гепарда относительные размеры седалищной кости заметно меньше, чем у крысы.

Усиление длинных заднебедренных мышц подвержено особенно сильному варьированию и объясняется наиболее сложно. По мере сокращения мышц механический эффект (развиваемая сила) постепенно уменьшается, а при сокращении более чем на 30% своей первоначальной длины эффективность сокращения резко падает (Hill, 1948, 1953). Поэтому, анализируя изменение длин мышц на протяжении фазы опоры при скоростных аллюрах разных млекопитающих, можно выяснить, какие положения точки начала и конца отдельных компонентов длинных заднебедренных мышц наиболее выгодны. Благодаря такому анализу стало понятным, почему у однокопытных, гну и у крупных *Bovidae* сильно возрастает мощность m. semitendinosus, а у остальных копытных она развита не сильно. Этот же анализ может объяснить и усиление коротких заднебедренных мышц у животных с относительно короткой седалищной костью, так как при одинаковом разгибании тазобедренного сустава процесс сокращения коротких заднебедренных мышц прямо зависит от длины седалищной кости: чем она длиннее, тем больше степень сокращения этих мышц.

Рис. 217. Схема соотношений рычагов тазового пояса при условно приравненной длине бедра.

Черным — таз пасюка (*Rattus norvegicus*); *светлым* — таз гепарда (*Acinonyx jubatus*).

Короткие заднебедренные и ягодичные мышцы косвенно влияют на разгибание коленного сустава, поэтому при их усилении нередко собственно разгибатели коленного сустава, а именно три бедренные головки четырехглавой мышцы бедра, усиливаются менее интенсивно, чем у животных, у которых наибольшего усиления в процессе специализации в беге достигли длинные заднебедренные мышцы. Так, например, у *Muridae*, непарнокопытных и гну усиленно развиваются ягодичные мышцы, и одновременно собственно разгибатели коленного сустава обладают меньшим относительным весом, чем у других млекопитающих, специализирующихся в беге. У кулана, например, бедренные головки четырехглавой мышцы бедра составляют 8.3—8.9% веса мышц задних конечностей, а у тапира — 11.6%. У *Conilurus* разгибатели коленного сустава по сравнению с таковыми пластинчатозубой крысы почти не усилены, а у хомяковых, песчанковых, тушканчиковых разгибатели коленного сустава усилены даже больше, чем разгибатели тазобедренного сустава. Аналогичное влияние на относительное усиление собственно разгибателей коленного сустава могут оказывать усиленно развитые короткие заднебедренные мышцы. Так, у гепарда по сравнению с другими кошками, у волка и гиеновой собаки по сравнению с енотовидной собакой сильно увеличена мощность коротких заднебедренных мышц, а относительный вес трех головок четырехглавой мышцы бедра не возрастает.

Особняком стоят соотношения мощности отдельных групп мышц у слонов. Из разгибателей тазобедренного сустава у них сильно развиты как ягодичные, так и короткие заднебедренные мышцы. Одновременно у сло-

нов особенно большого развития достигают собственно разгибатели коленного сустава, которые усилены не только за счет увеличения их массы, но и за счет превращения латеральной головки четырехглавой мышцы бедра в пятиперистую мышцу.

Разгибание голеностопного сустава — одна из важнейших функций в работе задних конечностей, осуществляющих толчок туловища. Однако само разгибание голеностопного сустава может быть глубоко связано с работой других суставов конечностей. Интересно отметить, что на усиление функции голеностопного сустава могут влиять два абсолютно разно действующих момента, связанных со специализацией в быстром беге. В первом случае происходит самостоятельное усиление разгибателей голеностопного сустава (трехглавой мышцы голени). При этом икроножные мышцы прикрепляются непосредственно рядом с центром движения коленного сустава на сесамовидных везалиевых косточках, а последние к бедру прикрепляются связками, волокна которых направлены вдоль оси бедра. Такое начало икроножных мышц приводит почти к полной самостоятельности разгибательных движений в коленном и голеностопном суставах (мышеобразные, песчанки, хомяки, тушканчики). Во втором случае икроножные мышцы прикрепляются прямо на бедре и разгибание коленного сустава автоматически влияет на разгибание голеностопного сустава (копытные, хищники, зайцы, кенгуру, агутиобразные и др.).

Принципиальная разница условий работы разгибателей голеностопного сустава привела к тому, что специализация в беге животных первой группы шла по пути самостоятельного усиления икроножных мышц, а во второй группе, наоборот, по линии уменьшения мощности икроножных мышц. Так, у специализированных в металокомоторном способе бега грызунов икроножные мышцы усилены в 2—4 раза по сравнению с мышцами видов, малоспециализированных в беге. Наоборот, у гепарда по сравнению с кошками, у волка и гиеновой собаки по сравнению с енотовидной собакой икроножные мышцы ослаблены в 2—2.5 раза. Относительно слабо развиты икроножные мышцы у копытных, зайцеобразных, кенгуру и т. д.

Кроме усиления и ослабления отдельных групп мышц задних конечностей, специализация в беге отражается на глубоких перестройках структуры мышц и морфологических взаимосвязях в их работе и в их движениях в отдельных суставах.

Разнообразие движений примитивных млекопитающих приводило к необходимости автономной работы отдельных мышц и их групп. Во время локомоции, наоборот, движения ограничиваются только одной цепью строго определенных перемещений в суставах, и регулируются они у примитивных млекопитающих только нервным координационным центром. В этом смысле можно говорить о сокращении степени свободы двигательного аппарата при выполнении конкретной задачи (Бернштейн, 1935, 1947). По-видимому, нервнокоординационный способ обеспечения локомоции мог развиваться и при той специализации в беге, при которой морфологические связи в работе отдельных суставов развиты слабо (приспособление к металокомоторному способу бега у грызунов). Однако прогрессивная специализация в беге обычно сопровождается глубокими морфологическими изменениями, ограничивающими число степеней свободы без прямой связи с нервно-координационными центрами. Примером последнего может служить развитие связи между разгибанием коленного и голеностопного суставов за счет перемещения начала икроножных мышц на бедренную кость.

Морфологические особенности строения органов движения у специализированных в беге кенгуру, хищников, зайцеобразных и в особенности копытных и хоботных ограничивают почти все движения, кроме непосредственно связанных с наземной локомоцией. Обеспечивается это увеличе-

нием количества двусуставных и в особенности трехсуставных мышц, связочным аппаратом, ограничивающим отведение и приведение, и глубокой взаимосвязью работы всех трех суставов задней конечности. Появление на длинных заднебедренных мышцах сухожильных тяжей, соединяющих их с пяточным бугром, ведет к тому, что разгибание всех трех суставов автоматически связывается друг с другом.

Большой интерес представляют структурные перестройки отдельных комплексов мышц. Так, например, двуглавые мышцы бедра, поверхностная ягодичная и напрягатель широкой фасции бедра связаны у ряда млекопитающих в единый функциональный комплекс. В этом комплексе основным рабочим компонентом является передняя двуглавая мышца (копытные) или передняя порция задней двуглавой мышцы бедра (кошки), а все остальные компоненты работают на улучшение условий работы основной мышцы. Задняя порция задней двуглавой мышцы (кошки) или задняя двуглавая мышца бедра (копытные) держит напряженным заднее сухожилие передней двуглавой мышцы. Оканчивается эта мышца на голени, спускаясь по ней иногда более чем на половину всей длины голени. Наиболее напряжена передняя двуглавая мышца в конце фазы опоры. В это время пучки задней двуглавой мышцы работают в уступающем режиме, т. е. растягиваются, несмотря на активное напряжение, что подтвердилось прямыми опытами, проведенными на кошке. Такой режим работы мышцы приводит к резкому возрастанию тяги на заднее сухожилие передней двуглавой мышцы и обеспечивает его выпрямленное положение. На переднем сухожилии передней двуглавой мышцы (копытные) или передней порции задней двуглавой мышцы (кошки) оканчиваются напрягатель широкой фасции бедра и ягодичная мышца. Разгибание тазобедренного сустава ведет к удлинению пучков этих мышц, и они к концу фазы опоры тоже работают в уступающем режиме. В результате выпрямляется и ее переднее сухожилие. Сами же мышечные волокна рабочей части мышцы простираются от переднего к заднему сухожилию, и в том случае, если эти сухожилия не напряжены, работают на их прогиб, а не на разгибание тазобедренного сустава. Поэтому натяжение переднего и заднего сухожилия мышцами, работающими в уступающем режиме, — необходимое условие для успешной работы наиболее развитой части двуглавой мышцы.

Аналогичная перестройка наблюдается и в структуре стройных и портняжной мышц. Портняжная (хищники) или передняя стройная мышца (копытные, грызуны) в конце фазы опоры растягиваются и работают в уступающем режиме. Эти мышцы оканчиваются на переднем крае задней стройной мышцы, обеспечивая увеличение ее натяжения. К заднему краю ее прикрепляется сухожильный тяж, оканчивающийся на пяточном бугре и связывающий работу разгибателей тазобедренного и голеностопного суставов.

Для обоих дилокомоторных способов бега, дорзомобильного и дорзостабильного, работа передних конечностей играет почти такую же роль, как и задних. Как и у задних конечностей, в работе передних наиболее нагруженной следует считать фазу опоры. В этой фазе туловище активно протягивается между конечностями. Развиваемое таким способом ускорение обеспечивает стадию полета с перекрещенными конечностями, которая по величине обычно бывает не меньше стадии растянутого полета, возникающей под влиянием толчка задними конечностями.

В протягивании туловища между конечностями в основном участвуют грудные мышцы, грудная порция зубчатой вентральной мышцы, широчайшая мышца спины и отчасти спинная порция трапециевидной мышцы. На первые две из них, кроме того, ложится основная работа по удержанию туловища между конечностями. Выполнение обеих этих функций в фазе опоры возможно лишь при активной работе разгибателей плечевого и локтевого суставов.

Для животных, пользующихся дилокомоторным дорзомобильным способом бега, характерна значительно бо́льшая подвижность передних конечностей по отношению к туловищу, чем для животных, передвигающихся дилокомоторным дорзостабильным способом бега. Одним из бросающихся в глаза проявлений этой разницы может служить положение плеча в момент приземления на передние конечности. У хищников и беличьих (дилокомоторный дорзомобильный способ бега) в этот момент плечо располагается почти вертикально (рис. 142, 145, 147, 196—199), а у копытных и агутиобразных (дилокомоторный дорзостабильный способ бега) оно расположено под углом к вертикальной плоскости (рис. 70—74, 78—86). В результате специализация в беге у первых в основном ведет к усилению грудных мышц и широчайшей мышцы спины, а у вторых неменьшее развитие претерпевает зубчатая вентральная мышца. Заметное развитие в обеих группах претерпевают разгибатели плечевого и локтевого суставов.

Фиксация проксимального края лопатки на туловище у слонов и жирафы делает разгибание плечевого сустава и удержание туловища между конечностями менее нагруженными. Последнее происходит за счет пассивного сопротивления на растяжение связок, соединяющих лопатку с туловищем, а не в результате активного мышечного сокращения вентральной зубчатой мышцы. Поэтому у слонов и жирафы сильно уменьшена мощность вентральной зубчатой и грудных мышц, а также разгибателей плечевого сустава — предостной и заостной мышц.

Как и при исследовании мышц задних конечностей, обнаружилось, что, несмотря на общий характер, сгибательно-разгибательные движения в суставах передних конечностей обеспечиваются разными соотношениями в развитии мышц. Для примера можно указать на то, что если у большинства копытных разгибание плечевого сустава обеспечивается преимущественным развитием предостной и заостной мышц, то у гну, яка, бизона, зубра они слабы, но зато усилены ромбовидные мышцы.

Подытоживая вышеприведенное, можно сделать ряд общих заключений.

1. Специализация в быстром наземном движении у млекопитающих шла разными путями, позволяющими выделить ряд способов и форм бега.

2. В отличие от аллюров, для характеристики которых достаточно знать последовательность перемещения конечностей и смен опорных стадий в цикле движения, каждый способ и форма бега характеризуется специфической механикой бега, проявляющейся при одинаковых аллюрах.

3. Специализация в каждом способе и форме бега приводит ко все более выраженным морфологическим различиям в строении органов движения.

4. При конвергентном возникновении одинаковых способов и форм бега, когда трудно уловить какие-либо отличия в механике движения, всегда на фоне параллельно развивающихся особенностей скелета и мышц выявляются глубоко специфические направления их изменений.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗЛИЧНЫХ ТИПОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ ЛОКОМОЦИИ И ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА

Любая типизация вводится для удобства анализа многообразных и многосторонних процессов, которые для облегчения дальнейшей работы распределяют по каким-либо признакам на более простые и однообразные группы. При разработке классификации способов и форм бега можно было идти двумя путями. Один из них заключается в подборе наиболее четких однородных критериев (морфологических, биологических) с дальнейшим распределением всех исследованных видов по соответствующим рубрикам.

В этом случае типизация могла бы стать наиболее логично выдержанной, но одновременно потерять гибкость: многообразие направлений эволюции трудно уложить по заранее и формально подготовленным полочкам. Второй путь, который и был избран, состоит в следующем. В основу типизации кладется понятие о многообразии причин, влияющих на филогенез животных, а за основу выделения отдельных способов и форм бега берутся ведущие механизмы движения, определяющие направление изменений скелета и мышц в истории развития группы животных. В этом случае для подбора критериев нужно из огромного многообразия факторов выбрать главнейшие, позволяющие выяснить причины возникновения разной механики движения. Естественно, подбор такого рода критериев чрезвычайно сложен и требует разносторонних исследований. Он тем более сложен, что сведения о механике движения млекопитающих чрезвычайно скудны и эта работа почти целиком основывалась на оригинальных сравнительно-биомеханических исследованиях, вынужденно проведенных с неодинаковой степенью полноты для разных видов.

Желательно предлагаемую классификацию способов и форм бега оценить с разных сторон. Во-первых, с точки зрения полноты охвата возможных путей специализации в быстрой наземной локомоции. Во-вторых, сравнительно с другими типологиями локомоций и опорно-двигательного аппарата. Кроме того, желательно оценить возможность использования такого рода классификации в прикладных целях и ее выход в соседние области теоретических исследований.

В отношении способов бега можно с достаточным основанием считать, что все возможные пути специализации в быстрой наземной локомоции ими охвачены, так как всякий иной способ достижения скорости мало выгоден, а тем самым и мало вероятен. Особенно четко последнее подтверждается теми случаями, когда скорость бега в каких-то группах животных обеспечивается иным способом. Сравнение же отдельных представителей этих групп, в разной степени приспособленных к бегу, показывает, что более специализированные формы постепенно осваивают один из четырех названных выше способов бега. О большой полноте набора форм бега говорить гораздо труднее. Возможно, при дальнейших специальных исследованиях появится необходимость выдвинуть более дробную классификацию форм бега. Однако мне кажется, что и в этом случае наиболее целесообразен принцип выделения форм бега по характерным особенностям механики движения, возникшим в результате специфических для каждой группы млекопитающих условий филогенетического развития.

Для оценки предлагаемой классификации можно провести сравнение с наиболее принятыми в литературе типологиями опорно-двигательного аппарата. В СССР наибольшим признанием пользуется классификация опорно-двигательного аппарата, в первоначальном виде использовавшаяся вовсем в иных целях. Еще в начале этого столетия, изучая историю развития копытных, Осборн (Osborn, 1910) выдвинул предположение о том, что они произошли от пятипалых стопоходящих животных. В дальнейшей эволюции копытные прошли стадию пальцехождения и, наконец, превратились в фалангоходящих, у которых постепенно редуцировались боковые лучи. Эти три положения, а также строение стопы использовал А. Н. Северцов (1928) для иллюстрации «принципа фиксации фаз». А. Н. Северцов показал, что при ходьбе стопоходящие формы опираются сначала на всю стопу, затем на пальцы и в конце фазы опоры только на последние фаланги пальцев. У пальцеходящих форм стопа приземляется на пальцы, и опора на стопу в процессе движения уже пропадает, что свидетельствует о фиксации у них фазы пальцехождения. Наконец, у копытных теряется опора и на пальцы и в цикле движения остается только фаза опоры на последнюю фалангу, одетую копытом.

Впоследствии эти три типа опоры и строения стопы использовались во многих сводках, в том числе и Бёкера (Böker, 1935), Крюгера (Krüger, 1948) по сравнительной и экологической морфологии, в которых им уже придается значение основных типов движения.

Использование этой типологии опорно-двигательного аппарата постепенно сильно расширялось. В своем зарождении стопохождение, пальцехождение и копытохождение характеризовали этапы эволюции копытных. Для А. Н. Северцова они служили лишь как иллюстрация «принципа фиксации фаз». Бёкер и Крюгер уже отчасти придавали им функциональное значение. В настоящее же время многие анатомы (Глаголев, 1941, 1952, 1954; Артеменко, 1949; Лебедев, 1951; Манзий, 1953; Касьяненко, 1956, и мн. др.) стали считать, что любая особенность костно-мышечной системы может быть объяснена принадлежностью животного к группе с одним из трех типов строения стопы. Тем самым полезная в первоначальном виде классификация, показавшая тип строения стопы у предков копытных и позволившая представить направление изменения конечностей в филогенезе копытных, стала безусловно вредной. Абсурдность ее крайнего применения объясняется следующими обстоятельствами: стопохождение, пальцехождение и копытохождение, каждое в отдельности, возникают как морфологическое выражение приспособления к очень разнообразным механизмам движения, поэтому использовать эти типы как функционально одинаковые нецелесообразно. Специализация в беге может идти по линии перехода от стопохождения к копытохождению и даже иметь в своем развитии стадию пальцеходящих форм, но может идти и совсем иным путем. Само строение стопы не всегда имеет решающее значение для механизма движения всего животного. Учитывая же то обстоятельство, что сходные механизмы движения могут обеспечиваться разными морфологическими устройствами, нужно считать неправомочным особенности строения любого органа движения животного определять работой и строением их стопы.

Я думаю, что морфологическая типология не может быть общей с функциональной, так как одинаковые функции могут выполняться разными конструкциями и, наоборот, сходные конструкции не всегда связаны с одинаковой функцией. Это особенно четко проявляется тогда, когда принимают за сходную конструкцию такие расплывчатые понятия, как стопохождение, пальцехождение и копытохождение. Если появление двух последних, вероятно, в большинстве случаев действительно связано со специализацией в быстром беге (осуществляемой у млекопитающих чрезвычайно разнообразными путями), то стопоходящие — самые разнообразные животные. К ним относятся как высокоспециализированные животные, приспособленные к бегу, рытью, лазанью, плаванью, так и звери, малоспециализированные в каком-либо одном виде локомоции.

Еще меньше успехов можно ожидать от попыток использовать эту типологию для изучения филогенетических изменений в строении органов движения, если в основу их берется грубый сравнительно-анатомический ряд. Так, исследование особенностей строения плечевой области (Глаголев, 1941, 1952) или голени (Лебедев, 1951) у стопоходящего медведя, пальцеходящей собаки и копытоходящей лошади вряд ли поможет нам представить изменения этих органов в процессе филогенеза непарнокопытных. Исследуя филогенетические изменения скелета конечностей копытных и хоботных, Грегори (Gregory, 1912) обосновывает необходимость выделения четырех типов бега (subcursorial, cursorial, mediportal, graviportal). Каждый из них характеризуется скоростью, выносливостью и размерами тела животного. Удачный подбор факторов, имеющих основное влияние на механику движения, а тем самым и строение животных позволили Грегори расшифровать основные направления приспособительных изменений скелетных отношений в филогенезе этих групп млекопитающих.

Поэтому с некоторыми дополнениями и уточнениями группировка путей приспособления к бегу, описанная Грегори, используется мной при выделении форм бега у копытных и хоботных.

Приспособительный характер филогенеза делает очень важным точное определение особенностей механики движения, которые ответственны за соответствующие перестройки скелета и мышц. Каждый способ и форма бега как раз и характеризуются особенностями механики движения. Этим определяется возможность использования предлагаемой классификации способов и форм бега. Рассмотрение приспособления к каждому способу и форме бега показало, что независимое приспособление к ним во всех исследованных случаях происходило разными путями. Доказательство независимости приспособления к схожим механизмам движения может внести поправки в существующие системы отдельных групп млекопитающих. Подобным же целям может служить объяснение схожих особенностей в строении животных при разных механизмах движения, так как в этом случае доказывается отсутствие генетической близости в возникновении сходных признаков.

Так как автор не ставил специальной задачи — изучения процесса филогенеза какой-либо группы животных, эти поправки носят негативный характер, т. е. могут свидетельствовать о неправомочности тех или иных заключений, но не определять действительное положение животных в пределах группы. Так, например, доказательство независимости путей приспособления к скальному образу жизни *Capra* и *Rupicapra* позволяет считать маловероятным объединение их в одну трибу, как это делает И. И. Соколов (1953), однако не дает нам возможности определить, к какой из групп *Bovidae* серны ближе всего. Как показали приведенные исследования, приспособления и к прыжковой форме бега (*Capra*), и к скоростной форме бега (*Saiga tatarica*, *Gazella gutturosa*, *Rangifer tarandus*) отражаются на сокращении относительных размеров стопы и кисти. Приспособление же к прыжково-скоростной форме бега (*Gazella subgutturosa*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus* и др.), наоборот, ведет к увеличению размеров стопы и кисти. Поэтому мне представляется сомнительной гипотеза И. И. Соколова, Е. А. Клебановой и А. С. Соколова (1964) о генетической близости родов *Capra* и *Saiga*: прохождение предками сайги горного этапа в образе жизни они доказывали только разницей в относительных размерах стопы и кисти джейрана и сайги.

Последний пример интересен с точки зрения более широкого, чем обычно, толкования понятия о конвергентности развития признаков. По всей вероятности, конвергентность в развитии признаков нередко встречается у животных, приспособленных к разным условиям существования, при глубоком различии исходной и конечной функции. Мне кажется, что при таком расширении трактовки конвергенции целесообразно остановиться подробнее на этом вопросе. Со времени Дарвина причины конвергентного развития признаков всеми исследователями толковались очень сходно, и фактически формулировка И. И. Шмальгаузена отвечает общим представлениям, существующим на этот счет: «Конвергенция означает независимое приобретение неродственными организмами сходных признаков. При конвергенции сходство объясняется приспособлением к сходной среде, а различия — различным происхождением, т. е. отсутствием близкого родства» (Шмальгаузен, 1946, стр. 433).

Конвергентность развития относительно коротких дистальных сегментов конечностей у коз, приспособленных к прыжковой форме бега, и у сайги, приспособленной к скоростной форме бега, связана с диаметрально противоположными требованиями к механике бега. При больших

одиночных прыжках, характерных для коз, выгоднее крутая траектория перемещения центра тяжести, а при скоростном беге — пологая. Скоростная форма бега связана с приспособлением к наибольшей скорости, у приспособленных же к прыжковой форме бега скорость становится опасной. Различны в этом случае и причины, вызвавшие появление укороченных дистальных сегментов. При пологой траектории перемещения центра тяжести отдельные прыжки во время галопа небольшие и скорость бега осуществляется за счет частоты, а не величины каждого шага. Увеличение же длины конечности могло вызвать появление более крутых траекторий каждого прыжка, что менее выгодно для животных. У коз же благодаря отставанию в фазе опоры разгибания голеностопного сустава от остальных суставов задней конечности повышается нагрузка на стопу, что ведет к ее сокращению. Сближение относительных размеров длины стопы коз и сайги, таким образом, не связано с приспособлением к сходным условиям существования и к сходному образу жизни.

Аналогичный случай описан также и для представителей семейства беличьих. У приспособленных к большим прыжкам с ветки на ветку белок наблюдается удлинение конечностей, которое возникает и у приспособленных к быстрому бегу жителей открытых пространств — тонкопалых сусликов. Механика основных движений этих форм диаметрально противоположна. Белки приспосабливаются к одиночным большим прыжкам с крутой траекторией, а тонкопалые суслики — к частым пологим прыжкам, позволяющим развивать большие скорости бега. Как для одиночных прыжков, так и для скорости бега удлинение конечностей выгодно, и поэтому, несмотря на разный образ жизни и условия существования, у этих форм возникает конвергентное удлинение конечностей.

В результате подробного изучения наземной локомоции млекопитающих предложена теория бега. Основой для этой теории послужили: 1) общие законы экономичности достижения высокой скорости и больших прыжков; 2) конкретные исследования характерных особенностей биомеханики животных и причин, вызвавших их появление; 3) анализ роли отдельных органов в выполнении основных схем движения, обеспечивающих достижение больших скоростей или большие прыжки, а также изучение выносливости с учетом влияния на механику движения разных размеров животных; анализ особенностей строения этих органов.

Такого рода данные позволили выявить разные пути специализации в быстрой наземной локомоции. Каждый из путей привел к возникновению отдельных способов и форм бега, классификация которых приводится в этой работе. Характеризуются они не только особенностями механики движения при скоростных, часто идентичных аллюрах, но и приспособительными особенностями скелета и мышц. Однако в жизнедеятельности каждого вида млекопитающих медленные движения могут быть столь же часты, как и скорые. Использование разных аллюров позволяет осуществить разные вариации в скорости движения. Общее разнообразие характерных для млекопитающих аллюров столь велико, что возникла необходимость провести ревизию классификации аллюров и разобраться в причинах их возникновения.

Исследуя причины и пути развития способов и форм бега, а также причины возникновения разнообразия аллюров, оказалось необходимым провести ревизию взглядов на образ жизни предков всех млекопитающих и их отдельных групп. Поэтому предлагаемая общая теория и классификация способов и форм бега может служить основой для исследования филогенетических изменений скелета и мышц в группах, история которых связана с приспособлением к быстрой наземной локомоции.

ЛИТЕРАТУРА

Акаевский А. И. 1939. Анатомия северного оленя. М.

Акаевский А. И. 1961. Анатомия домашних животных, **1**, М.

Александер Р. 1970. Биомеханика. М.

Артеменко Б. А. 1949. Кинематический принцип в строении конечностей наземных позвоночных. Тез. докл. V Всес. съезда анат., гистол., эмбриол., Л. : 134—136.

Аршавский Ю. И., Я. М. Коц, Г. Н. Орловский, И. М. Родионов и М. Л. Шик. 1965. Исследование биомеханики бега собаки. Биофизика, **10**, 4 : 665—672.

Башенина Н. В. 1951. Экология серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) европейской части СССР. Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Моск. общ. испыт. природы, **27** : 157—183.

Бентли П. 1961. Двое ученых и «летучая зебра». Курьер Юнеско, **9** : 19—22.

Бернштейн Н. А. 1935. Проблема взаимоотношения координации и локомоции. Арх. биол. наук, **38**, 1 : 1—34.

Бернштейн Н. А. 1940. Зависимость между скоростью, углом вылета, силой толчка и дальностью полета при прыжках в длину с разбега. В сб.: Исследования по биодинамике ходьбы, бега и прыжка, М. : 284—288.

Бернштейн Н. А. 1947. О построении движений. М.

Бровар В. Я. 1935. Биомеханика холки (в связи с вопросом о роли остистых отростков у позвоночных). Тр. Моск. зоотехн. инст., **2** : 42—58.

Бровар В. Я. 1940. К анализу соотношений между весом головы и длиной остистых отростков позвонков. Арх. анат., гистол., эмбриол. **24** : 54—75.

Бровар В. Я. 1960. Силы тяжести и морфология животных. М.

Габуния Л. К. 1956. О современном состоянии изученности ископаемых лошадиных. В кн.: В. О. Ковалевский. Собрание научных трудов, М., **2** : 241—279.

Гамбарян П. П. 1955. Биомеханика рикошетирующего прыжка у грызунов. Зоол. журн., **34**, 3 : 621—630.

Гамбарян П. П. 1957. К вопросу о функции перистых мышц. ДАН Арм. ССР, **25**, 2 : 87—91.

Гамбарян П. П. 1960. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Ереван.

Гамбарян П. П. 1964. Морфофункциональный анализ мышц конечностей тапира (*Tapirus americanus*). Зоол. сб. АН Арм. ССР, **13** : 5—50.

Гамбарян П. П. 1967а. Происхождение многообразия аллюров у млекопитающих. Журн. общ. биол., **28**, 3 : 289—305.

Гамбарян П. П. 1967б. Методы исследования аллюров по следам. Зоол. журн., **46**, 8 : 1224—1228.

Гамбарян П. П. и Н. М. Дукельская. 1955. Крыса. М.

[Гамбарян П. П. и В. С. Карапетян] Gambarjan P. P., V. S. Karapetjan. 1961. Besonderheit im Bau des Seelöwen (*Eumetopias californianus*), des Baikalrobbe (*Phoca sibirica*) und Seeotters (*Enhydra lutris*) in Anpassung an die Fortbewegung im Wasser. Zool. Jahrb. Anat., **79**, 1 : 123—148.

Гамбарян П. П. и Б. А. Мартиросян. 1960. Об экологии мышевидного хомячка (*Calomyscus bailwardi* Thomas). Зоол. журн., **39**, 9 : 1408—1413.

Гамбарян П. П. и Р. О. Оганесян. 1970. Биомеханика галопа и примитивного рикошетирующего прыжка у млекопитающих. Изв. АН СССР, 3 : 441—447.

Гамбарян П. П., Г. Н. Орловский, Т. Г. Протопопова, Ф. В. Северин и М. Л. Шик. 1970. Работа мышц при разных видах локомоции кошки и приспособительные изменения органов движения в сем. *Felidae*. Тр. Зоол. инст. АН СССР, **42** : 270—298.

Гамбарян П. П., С. Б. Папанян и Б. А. Мартиросян. 1960. Материалы по биологии полуденной песчанки *Meriones meridianus dahli* Schidl. в Армянской ССР. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., **65**, 6 : 17—22.

Гамбарян П. П. и Р. Г. Рухкян. 1972. Морфофункциональный анализ мышц конечностей слонов *Elephas indicus* и *Loxodonta africana*. Тр. Зоол. инст. АН СССР. (Рукопись).

Гаспарян К. М. 1967. Мышцы задних конечностей копытных. Биол. журн. АН Арм. ССР, **20**, 12 : 87—98.

Гаспарян К. М. 1969. Экология безоарового козла и морфофункциональные особенности органов движения некоторых *Bovidae*. Автореф. дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. Ереван.

Гессе Р. 1913. Тело животного как самостоятельный организм. СПб.

Гиндце Б. К. 1937. Анатомия животных. М.

Глаголев П. А. 1941. Плечевой сустав млекопитающих. Тр. Военно-вет. акад. Красной Армии, **3** : 30—45.

Глаголев П. А. 1952. Особенности строения плечевого пояса лошадей. Изв. Моск. зоотехн. инст., **1** : 90—110.

Глаголев П. А. 1954. Эволюция грудной конечности млекопитающих на пути к копытохождению. Изв. Тимирязевской с.-х. акад., **1** : 12—25.

Громова В. И. 1962. Основы палеонтологии. Млекопитающие. М., **13**, М. : 223—228.

Губо А. и Г. Баррье. 1901. Экстерьер лошади. Орел.

Гуреев А. А. 1964. Зайцеобразные (*Lagomorpha*). Фауна СССР, **3**, 10, Л.

Домбровский Б. 1935. Антиклиния у млекопитающих и ее функциональное освещение. Зоол. журн., **14**, 1 : 37—44.

Дондогин Ц. 1950. Сравнительный эколого-морфологический анализ организации пищух Монголии. Автореф. дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. М.

Донской Д. Д. 1958. Биомеханика физических упражнений. М.

Дружинин А. Н. 1941. Морфо-функциональный анализ мышц переднего пояса конечностей индийского слона. В сб.: Памяти акад. А. Н. Северцова. М. : 209—277.

Егоров О. В. 1955. Экология сибирского горного козла (*Capra sibirica* Meyer). Тр. Зоол. инст. АН СССР, **27** : 7—134.

Жуков Е. К., Е. Г. Котельникова и Д. А. Семенов. 1963. Биомеханика физических упражнений. М.

Зверев М. Д. 1948. К вопросу о быстроте бега некоторых животных. Тр. Алма-Атинского гос. запов., **7** : 145—146.

Камбулин Е. А. 1941. Материалы по экологии большой песчанки (*Rhombomis opimus*) в Казахстане и меры борьбы с ней. В кн.: Грызуны и борьба с ними, **1**, Алма-Ата : 43—80.

Касьяненко В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ). Киев.

Касьяненко В. Г. 1956. Закономерности приспособительных преобразований суставов конечностей млекопитающих. Зоол. журн., **35**, 3 : 321—344.

Клебанова Е. А. 1964. Микроскопическое строение компактного вещества длинных костей у некоторых представителей семейства беличьих (*Sciuridae*). Тр. Зоол. инст. АН СССР, **33** : 256—282.

Климов А. Ф. 1927. Конечности сельскохозяйственных животных. Скелет и мускулатура. М.—Л.

Климов А. Ф. 1937. Анатомия сельскохозяйственных животных, **1**. М.

Климов А. Ф. 1955. Анатомия домашних животных, **1**. М.

Ковалевский В. О. 1873. Остеология *Anchitherium aurelianense* Cuv. как формы, выясняющей генеалогию типа лошади (*Equus*). Киев.

[Ковалевский В. О.] Kovalevskij V. O. 1874. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere. Paleontographica, **22**, 3—5 : 131—346.

Ковалевский В. О. 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelocus* Aymardi. Изв. Общ. любителей естествозн., антропол., этнограф., **16**, 1 : 1—65.

Ковешникова А. К., Е. А. Клебанова и Е. С. Яковлева. 1954. Очерки по функциональной анатомии человека. М.

Козлова Е. В. 1946. Связь между образом жизни птиц и направлением развития их летательного аппарата (отряд *Alciformes*). Зоол. журн., **36**,6 : 909—921.

Колмаков А. и В. Васильев. 1936. Кулан. Коневодство, **11** : 8—18.

Красуская А. А., Е. А. Котикова, А. К. Ковешникова и М. В. Лебедева. 1938. Анатомия мышечной системы. М.—Л.

Манзий С. Ф. 1953. Вопросы эволюции кисти млекопитающих. Зоол. журн., **32**, 4 : 756—766.

Марей Е. 1875. Механика животного организма. СПб.

Лебедев М. И. 1951. Особенности строения костей голени медведя, собаки, лошади в связи с различием в способах их хождения. Сб. работ Ленингр. вет. инст. : 58—72.
Лесгафт П. Ф. 1905. Основы теоретической анатомии, **1**. СПб.
Неструх М. Ф. 1957. Типы локомоции у обезьян и прямохождение у человека в связи с антропогенезом. Советск. антропол., **2**, 2 : 159—169.
Орловский Г. Н., Ф. В. Северин и М. Л. Шик. 1966а. Влияние скорости и нагрузки на координацию движений при беге собаки. Биофизика, **10**, 2 : 364—366.
Орловский Г. Н., Ф. В. Северин и М. Л. Шик. 1966б. Влияние повреждения мозжечка на координацию движений при беге собаки. Биофизика, **11**, 3 : 509—517.
Раков Н. В. 1955. О роли волка и других хищников в ограничении численности сайгака. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, **4** : 56—66.
Садовский Н. В. 1953. Основы топографической анатомии сельскохозяйственных животных и краткий практикум по оперативной хирургии. М.
Северцов А. Н. 1922. Этюды по теории эволюции. Берлин.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л.
Синельников Р. Д. 1952. Атлас анатомии человека, **1**. М.
Слудский А. А. 1962. Взаимоотношения хищников и добычи (на примере антилоп и других животных и их врагов). Тр. Инст. зоол. АН Каз.ССР, **17** : 24—143.
Соколов А. С. 1964. Строение мышц задней конечности у представителей сем. беличьих (*Sciuridae*). Тр. Зоол. инст. АН СССР, **33** : 283—318.
Соколов И. И. 1953. Опыт естественной классификации полорогих (*Bovidae*). Тр. Зоол. инст. АН СССР, **24** : 5—295.
Соколов И. И., Е. А. Клебанова и А. С. Соколов. 1964. Морфо-функциональные особенности органов движения сайги и джейрана. Тр. Зоол. инст. АН СССР, **33** : 319—348.
Соколов С. С. 1951. Материалы по экологии сайги *Saiga tatarica* L. Вестн. АН Каз. ССР, **3** : 143—151.
Соломатин А. О. 1964. Размножение и связанное с ним поведение кулана. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., **69**, 2 : 71—82.
Соломатин А. О. 1965. Питание и водопойный режим кулана в юго-восточной Туркмении. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, **20** : 89—130.
Соснихина Т. М. 1950. Серый хомячок *Cricetulus migratorius* Pall. в условиях Армянской ССР. Зоол. сб. АН Арм. ССР, **7** : 55—82.
Суханов В. Б. 1963. Формы передвижения (походки) наземных позвоночных (к теории локомоции и эволюции ее форм). Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., **67**, 5 : 136—137.
Суханов В. Б. 1967. Материалы по локомоции наземных позвоночных. 1. Общая классификация симметричных походок. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., **72**, 2 : 118—135.
Суханов В. Б. 1968. Общая система симметричной локомоции и особенности передвижения низших тетрапод. Л.
Трофимов Б. А. 1956. Происхождение, история и некоторые закономерности развития архаичных жвачных (*Ruminantia*). В кн.: В. О. Ковалевский. Научные труды, **2** : 287—298.
Удовин Г. М. и К. М. Яншин. 1951. Относительный вес мускулов конечностей лошади. Тр. Чкаловск. с.-х. инст., **4**, 1 : 8—17.
Ухтомский А. А. 1952. Собрание сочинений, **3**, Л.
Флинт В. Е. и А. Н. Головкин. 1961. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., **66**, 5 : 57—77.
Фокин И. М. 1963. Особенности бега тушканчиков. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., **68**, 5 : 22—28.
Хаксли Д. 1961. Фауна Африки. Курьер Юнеско, 9 : 8—14.
Шик М. Л. и Г. Н. Орловский. 1965. Координация конечностей при беге собаки. Биофизика, **10**, 6 : 1037—1047.
Шик М. Л., Г. Н. Орловский и Ф. В. Северин. 1966. Организация локомоторной синергии. Биофизика, **21**, 5 : 879—886.
Шик М. Л., Ф. В. Северин и Г. Н. Орловский. 1966. Управление ходьбой и бегом посредством электрической стимуляции среднего мозга. Биофизика, **21**, 4 : 659—666.
Шмальгаузен И. И. 1946. Проблемы дарвинизма. М.
Штегман Б. К. 1950. Исследования о полете птиц. В сб.: Памяти акад. П. П. Сушкина, Л. : 237—266.
Штегман Б. К. 1957. Некоторые особенности строения плечевого пояса у голубей и рябков и вопрос о функциональном значении ключицы у птиц. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., **62**, 1 : 45—56.
Юдин К. А. 1950. Морфологические адаптации сем. *Falconidae* в связи с вопросами систематики. В сб.: Памяти акад. П. П. Сушкина, Л. : 135—209.

Юдин К. А. 1965. Филогения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР, 2, 1, 1, Л.
Яковлева Е. С. 1959. Функциональные особенности структуры и возрастные изменения мышц предплечья человека. Арх. анат., гистол., эмбриол. 37, 12 : 35—44.
Янушевич П. А. 1931. Анатомия домашних животных. М.

Ademson Joy. 1966. Die Geschichte eines zahmen Gepardin, die ihre Jungen in der Wildnis aufzog. Das Tier, 12 : 4—7.
Andrews R. C. 1924. Living animals of the Gobi desert. Nat. Hist. (Amer. Mus.), 24 : 150—159.
Annandales N. 1902. Bipedal locomotion in Lizards. Nature, 56 : 577—578.
Badoux D. M. 1965. Some notes on the functional anatomy of *Macropus giganteus* Zimm. with general remarks on the mechanics of bipedal leaping. Acta Anat., 62 : 418—433.
Bartholomew G. A. and H. H. Caswell. 1951. Locomotion in kangaroo rats and its adaptive significance. J. Mammol., 32, 2 : 155—169.
Bartholomew G. A. and C. G. Reynolds. 1954. Locomotion in pocket mice. J. Mammol., 35, 3 : 386—392.
Benninghoff A. and H. Rollhäuser. 1952. Zur inneren Mechanik des gefiederten Muskels. Pflügers Arch. Ges. Phisiol., 254 : 527—548.
Bekker M. G. 1955. Theory of land locomotion in the mechanics of vehicle mobility. Birmingham.
Bensley B. A. 1907a. On the question of an arboreal ancestry of the Marsupialia and the inter-relation ships of the mammalian subclass. Amer. Natur., 35 : 117—138.
Bensley B. A. 1907b. A theory of the origin and evolution of the Australian *Marsupialia*. Amer. Natur., 35 : 245—270.
Bohmann L. 1939. Die grossen einheimischen Nager als Fortbewegungstypen. Zeitschr. Morphol. Ökolog. der Tiere, 35, 3 : 317—388.
Böker H. 1926. Die Enstehung der Wirbeltiertypen und der Ursprung des Extremitäten. Zeitschr. Morphol. Anthropol., 26 : 559—602.
Böker H. 1935. Vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. 1, Jena.
Böker H. und R. Pfaff. 1931. Die biologische Anatomie der Fortbewegung auf dem Boden und ihre phylogenetische Abhängigkeit vom primären Baumklettern bei den Säugern. Gegenb. Morphol. Jahrb., 68 : 496—540.
Borellus J. A. 1710. De motu animalium, 1, 2.
Bourdelle. 1934. Les allures de la giraffe en particulier le galop. Bull. Mus. d'hist. natur., ser. 2, 6, 4 : 329—339.
Bryant M. D. 1945. Phylogeny of the nearctic *Sciuridae*. Amer. Midland Natur., 33, 2 : 257—390.
Brull E. L. Du. 1962. The general phenomenous of bipedalism. Amer. Zool., 2 : 205—208.
Camp C. L. and A. E. Borell. 1937. Skeletal and muskular differences in the hind limbs of *Lepus*, *Sylvilagus* and *Ochotona*. J. Mammol., 18, 3 : 15—326.
Casamiquela R. M. 1964. Estudias incológicos. Buenos Aires.
Clark le Gross W. E. 1949. History of the primates. London.
Croix P. M. de la. 1929. Filogenia de las locomociónes cuadrupedal y bipedal en los vertebrados y evolution de la forma consecutiva de la evolutión de la locomoción. An. Soc. cient. Argentina, 108 : 383—406.
Croix P. M. de la. 1932. Evolutión del gallope transverso. An. Soc. cient. Argentina, 113 : 38—45.
Croix P. M. de la. 1934. Les modes de locomotion des Vertebrés terrestres. Nature, Paris, 2922 : 97—100.
Croix P. M. de la. 1936. The evolution of locomotion in mammals. J. Mammol., 17, 1 : 51—54.
Dagg A. I. and A. Vos de. 1968. The walking gaits of some species of Pecora. J. Zool., 155, 1 : 103—110.
Denny-Brown D. 1929. On the nature of postural reflexes. Proc. Roy. Soc. London, 104 : 252—301.
Dollo L. 1899a. Les ancêstres des marsupiaux étaient ils arboricoles. Travaux Stat. zool. Wimereux, 7 : 188—204.
Dollo L. 1899b. Le pied du Diprodon et l'origine arboricole des Marsupioux. Bull. sci. Belgie, 33 : 275—280.
Eble H. 1955. Funktionelle Anatomie der Extremitätenmuskulatur von *Ondatra zibethica*. Beiträge zur Anatomie der Bisamratte (II). Wiss. Zeitschr. Martin-Lüther-Univ. Halle—Wittenberg. Math.-naturwiss. Reihe, 4, 5 : 977—1004.
Ellenberger W. und H. Baum. 1893. Topographische Anatomie des Pferdes, 1. Berlin.

Engberg J. 1964. Reflexes to foot muscles in the cat. Acta physiol. Scand., 62, 235, suppl. : 1—64.
Engberg J. and A. Lundberg. 1962. An electromyographic analysis of stepping in the cat. Experientia, 18 : 174—176.
Gans C. and W. J. Bock. 1965. The functional significance of muscle architectur — a theoretical analysis. Rev. Anat., Embriol. and Cell Biol., 38 : 115—142.
Gray J. 1944. Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. J. Exper. Biol., 20 : 88—116.
Gray J. 1953. How animals move. Cambridge.
Gray J. 1961. General principles of vertebrate locomotion. Sympos. Zool. Soc. London, 5 : 1—11.
Gray J. 1968. Animal locomotion. Cambridge.
Green. E. E. 1902. Bipedal locomotion of a Ceylonese lizard. Nature, 66 : 492—493.
Gregory W. K. 1912. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and of the mechanism of the limbs in hoofed animals. Ann. N. J. Acad. Sci., 22 : 267—294.
Gregory W. K. 1913. Relationships of the Tupaiidae and Eocene lemurs, especially *Notharctus*. Bull. Geol. Soc. Amer., 24 : 241—251.
Gregory W. K. 1951. Evolution Emerging, 1, 2. N. Y.
Goiffon et Vencent. 1779. Mémoire artificielle des principes rélatifs a la fidé le representation des animaux tant en peinture, qu'en sculpture. I parti conserant le cheval. Alfort.
Grzimek B. 1966. Elefanten graben sich Brunnen wie Menschen. Das Tier, 9 : 19—25.
Grzimek M. and B. Grzimek. 1960. A study of the game of the Serengeti plains. Zeitschr. Säugetierkunde, 25 : 45—96.
Haines R. W. 1958. Arboreal or terrestrial ancestry of placental mammals. Quart. Rev. Biol., 33, 1 : 1—23.
Hájek K. 1954. Weidmannsheil. Praga.
Hatt R. T. 1932. The vertebral columns of ricochetal rodents. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 63 : 599—738.
Hildebrand M. 1959. Motion of the running cheetah and horse. J. Mammol., 40, 4 : 481—738.
Hildebrand M. 1960. How animal run. Scient. Amer., 202 : 148—157.
Hildebrand M. 1961. Further studies on locomotion of the cheetah. J. Mammol., 42, 1 : 84—91.
Hildebrand M. 1962. Walking, running and jumping. Amer. Zool., 2, 2 : 151—155.
Hildebrand M. 1963. The use of motion picture for the functional analysis of vertebrate locomotion. In: Proc. XVI Internat. Congr. Zool., 3 : 263—268.
Hildebrand M. 1966. Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods. Folia biotheoret., 13, 6 : 9—22.
Hildebrand M. 1967. Symmetrical gaits of Primates. Amer. J. Phisical Anthropolog., 26, 2 : 18—27.
Hildebrand M. 1968. Symmetrical gaits of Dogs in relation to body build. J. Morphol., 124, 3 : 320—330.
Hill A. V. 1948. The pressure developed in a muscle during contraction. J. Physiol., London, 107 : 518—526.
Hill A. V. 1953. The mechanics of active muscle. Proc. Roy. Soc. London, 141 : 104—117.
Hirsch W. 1931. Zur physiologischen Mechanik des Froschsprunges. Zeitschr. vergl. Physiol., 15, 1 : 1—50.
Howell A. B. 1932. The saltatorial rodents *Dipodomys*; functional and comparative anatomy of its muscular osseous system. Proc. Amer. Acad. Art and Sci., 67 : 377—536.
Howell A. B. 1944. Speed in animals. Chicago.
Huxley J. 1880. Arboreal ancestry of the marsupial. Proc. Zool. Soc. London : 655—668.
Huxley J. 1964. Elephants and giraffes. Animals, 3, 16 : 422—427.
Kirchshofer R. 1958. Freiland- und Gefangenschafsbeobachtungen an der nordafricanischen Rennmaus *Gerbillus nanus garamantis* Letaste 1881. Zeitschr. Säugetierk., 23, 1—2 : 33—49.
Klapperstück J. 1955. Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Achsen- und Extremitätenskelett von *Myocastor coypus* Mol. Wiss. Zeitschr. Martin-Luther-Univ. Halle—Wittenberg. Math.-naturwiss. Reihe, 5, 2 : 251—284.
Krüger W. 1958. Bewegungstypen. Hanb. Zool., 8, 15 : 1—56.
Kummer B. 1959a. Baumprinzipien des Säugerskeletes. Stuttgart.
Kummer B. 1959b. Biomechanik des Säugetierskelets. Hanb. Zool., 8, 6 : 1—80.
Kummer B. 1960. Beziehungen zwischen der mechanischen Funktion und dem Bau der Wirbelsäule bei quadrupeden Säugetieren. Zeitschr. Tierzücht. Züchtt. Biol., 74 : 159—169.

Kummer B. 1962. Funktioneller Bau und Anpassung des Knochens. Anat. Anz., 111 : 261—293.
Manter J. T. 1938. The dynamics of quadrupedal walking. J. Exper. Biol., **15** : 522—540.
Marey E. J. 1894. Le mouvement. Paris.
Matthew W. D. 1904. Arboreal ancestry of the mammalian. Amer. Natur., **38** : 811—818.
Matthew W. D. 1937. Paleocene faunas of the San Suan Basin New Mexico. Trans. Amer. Philos. Soc., **30** : 1—372.
Miller M. E. 1964. Anatomy of the dog. Philadelphia.
Muybridge E. 1887. Animal locomotion. Philadelphia. То же: Animal in motion. N. Y., 1957.
Osborn H. F. 1936. Proboscidea, **1**. N. Y.
Osborn H. F. 1942. Proboscidea, **2**. N. Y.
Otoway C. W. 1961. Aspects of equine and canine locomotion. Sympos. Zool. Soc. London, **5** : 101—113.
Panzer W. 1932. Beitrage zur biologischen Anatomie des Baumkletterns der Säugetiere. I. Das Nagell-Kralle Problem. Zeitschr. Anat. Entw. Gesch., **98** : 147—198.
Pauwels F. 1948. Die Bedeutung der Baumprinzipien des Stütz- und Bewegungsapparates für die Beanspruchung der Röhrenknochen. Zeitschr. Anat., **114** : 129—166.
Peterka H. E. 1937. A study of the myology and osteology of tree Sciurids with regard to adaptation to arboreal glissant and fossorial habits. Trans. Kans. Acad. Sci., 39 : 313—332.
Randall E. L. 1970. The predatory sequence, with emphasis of killing behavior and its ontogeny, in the cheetah (*Acinonyx jubatus* Schreber). Z. Tierpsychol., **27** : 492—504.
Rashevsky N. 1948. Mathematical biophysics. Chicago.
Rashevsky N. 1960. Mathematical biophysics. N. Y.
Rashevsky N. 1961. Mathematical principles in biology and their applications. N. Y.
Romer A. S. 1945. Vertebrate paleontology. Chicago.
Schaeffer B. 1941. The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. Bull. Natur. Hist., **78**, 6 : 395—472.
Schomber H. W. 1962. Beiträge zur Kenntnis der Giraffengazelle (*Litocranius walleri* Brooke, 1878). Säugetierkundliche Mitteil., **11**, 1 : 1—44.
Schumacher G. H. 1960. Functionelle Morphologie der Kaummusculatur. Jena.
Schumacher G. H. 1961. Functionsbedigter Structurwandel des m. masseter. Gegenb. Morphol. Jahrb., **102**, 2 : 150—169.
Smith J. M. and R. J. Savadge. 1956. Some locomotory adaptation in mammals. Linnean Soc. J. Zool., **42**, 288 : 603—622.
Simpson G. G. 1937. The beginning of the age of mammals. Biol. Rev., **12** : 1—47.
Simpson G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 85 : 1—345.
Simpson G. G. 1951. Horses — the story of the horse family in the modern wordl and through sixty million years of history. N. Y.
Smith J. M. and R. J. G. Savadge. 1956. Some locomotory adaptation in mammals. Linnean Soc. J. Zool., **42**, 288 : 603—622.
Snyder H. G. 1949. The bipedal locomotion of the basilik lizards. Anat. Rec., **99**, **4** : 69—70.
Snyder R. C. 1952. Quadrupedal and bipedal locomotion of lizards. Copeia, **41**, 1 : 64—70.
Snyder R. C. 1954. The anatomy and function of the pelvic girdle and hind limb in lizard locomotion. Amer. J. Anat., **13** : 288—328.
Snyder R. C. 1962. Adaptation for bipedal locomotion of lizards. Amer. Zoologist, **2**, 2 : 191—203.
Whithing H. P. 1961. Pelvic girdle in amphibian locomotion. Sympos. Zool. Soc. London, **5** : 43—58.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Стр.

Введение 3

Глава I. Материал и методика 7

Глава II. Аллюры млекопитающих 17
История изучения локомоций 17
Симметричные аллюры 22
Асимметричные аллюры 33
Определительная таблица аллюров по следам (48). — Определение аллюра по фотографии (49).
Причины возникновения многообразия аллюров у млекопитающих 51

Глава III. Биомеханика наземной локомоции 61
Фазы и периоды работы конечностей при беге и прыжках 61
Понятие об экономичности прыжка и бега 63
Влияние величины животного на характер приспособлений к бегу и прыжкам 67
Влияние особенностей механики бега, прыжка и величины животного на длину всей конечности и на размеры отдельных сегментов 69
Группы мышц и их нагрузки в разных фазах движения животных 72
Значение структурных перестроек мышц 79
Биомеханика примитивного рикошетирующего прыжка и галопа мелких млекопитающих и распределение роли конечностей при других аллюрах 82

Глава IV. Приспособление к бегу у копытных 86
Механика бега 86
Механика бега непарнокопытных 87
Механика бега парнокопытных 94
Особенности строения позвоночного столба 113
Распределение нагрузок на конечности 120
Причины изменения соотношений длин сегментов задних конечностей . . 121
Группы мышц задних конечностей и их перестройка в связи с приспособлением к разным формам бега 127
Типы соотношения сегментов скелета передних конечностей 137
Работа мышц передних конечностей 139
Пути и причины перестройки органов движения у копытных 144

Глава V. Приспособление к бегу у хоботных 149
Механика бега 149
Особенности строения позвоночного столба 156
Соотношение сегментов скелета конечностей 157
Особенности фасций и мышц конечностей 158
Фасции и мышцы задней конечности 159
Фасции и мышцы передней конечности 168
Пути и причины перестройки органов движения у хоботных 180

Глава VI. Приспособление к бегу у хищников 183
Механика бега 183
Особенности строения позвоночного столба 193
Особенности строения конечностей 194
Приспособление к бегу у кошек 194
Разгибатели тазобедренного сустава (201). — Сгибатели тазобедренного сустава (209). — Разгибатели коленного сустава (209). — Разгибатели голеностопного сустава (210). — Сгибатели голеностопного сустава (211).

Стр.

Приспособление к бегу у собак 218
Приспособление к бегу у медведей 223
Приспособление к бегу у куньих 231
Пути и причины перестройки органов движения у хищников 233

Глава VII. Приспособление к бегу у зайцеобразных 236
Механика бега 236
Особенности строения позвоночного столба 241
Особенности строения скелета и мышц конечностей 244
Пути и причины перестройки органов движения у зайцеобразных 249

Глава VIII. Приспособление к бегу у грызунов и кенгуру 250
Механика бега 250
Особенности строения позвоночного столба 270
Преобразования скелета конечностей в связи с приспособлением грызунов и кенгуру к разным способам и формам бега 278
Приспособление к металокомоторному способу бега 278
Приспособление к дилокомоторному дорзостабильному и дорзомобильному способам бега у грызунов 282
Преобразования мышц конечностей в связи со специализацией грызунов и кенгуру в разных формах и способах бега 283
Приспособление к разным формам металокомоторного способа бега 283
Приспособление к дилокомоторному дорзомобильному и дорзостабильному способам бега у грызунов 291
Пути и причины перестройки органов движения у грызунов и кенгуру 296

Глава IX. Способы и формы бега млекопитающих 299
Классификация способов бега 299
Классификация форм бега 303
Аллюры, способы и формы бега 306
Особенности морфологии органов движения, связанные со способами и формами бега млекопитающих 309
Особенности строения позвоночного столба 309
Особенности строения скелета конечностей 311
Особенности строения мышц конечностей и их связь со способами и формами бега 315
Сравнительная характеристика различных типологических систем локомоции и локомоторного аппарата 320

Литература 325

C O N T E N T S

Page

Introduction 3

Chapter I. Materials and methods 7

Chapter II. Gaits of mammals 17
History of gait studies 17
Symmetrical gaits 22
Asymmetrical gaits 33
Reference table of gaits by footprints (48). Gait determination by photographs (49).
Causes of the origin of gaits variability in mammals 51

Chapter III. Biomechanics of ground locomotion 61
Phases and periods of the limbs work in running and jumping 61
Notion of economy in jumping and running 63
Influence of animal's size on the type of adjustments to running and jumping 67
Influence of peculiarities of running and jumping biomechanics as well as the animal's size on the whole limb's length and various segments thereof 69
Muscle groups and their operation in various phases of animal's movements 72
Significance of structural rearrangements of muscles 79
Biomechanics of primitive ricocheting jumping, small animal gallop and distribution of limbs activity in other gaits 82

Chapter IV. Adaptation to running in hoofed-animals 86
Mechanics of running 86
Mechanics of running in perissodactyl 87
Mechanics of running in artiodactyl 94
Peculiarities of the spinal column structure 113
Load distribution on the limbs 120
Causes of shifts in relation of hind limbs segments lengths 121
Muscle groups of hind operation and their rearrangement relevant to adaptation to various running patterns 127
Types of skeletal segments relations in fore limbs 137
Muscle activity in fore limbs 139
Causes and pathways of changes in locomotor organs of hoofed animals 144

Chapter V. Adaptation to running in proboscidians 149
Mechanics of running 149
Peculiarities of the spinal column structure 156
Relation of the skeletal segments in limbs 157
Peculiarities of fascia and muscles of limbs 158
Fascia and muscles of hind limbs 159
Fascia and muscles of fore limbs 168
Causes and pathways of changes in locomotor organs of proboscidians . . 180

Chapter VI. Adaptation to running in predators 183
Mechanics of running 183
Peculiarities of the spinal column structure 193
Peculiarities of limbs structure 194
Adaptation to running in cat 194
Coxofemoral joint extensors (210). — Coxofemoral joint flexors (209).— Knee joint extensors (209). — Ankle joint extensors (210). — Ankle joint flexors (211).

Page

Adaptation to running in dog 218
Adaptation to running in bear 223
Adaptation to running in martens 231
Causes and pathways of changes in locomotor organs of carnivores . . . 233

Chapter VII. Adaptation to running in logomorphs 236
Mechanics of running 236
Peculiarities of the spinal column structure 241
Peculiarities of skeleton and muscules of limbs 244
Causes and pathways of changes in locomotor organs of logomorphs . . . 249

Chapter VIII. Adaptation to running in rodents and kangaroos 250
Mechanics of running 250
Peculiarities of the spinal column structure 270
Transformation of limbs skeleton relevant to adaptation of rodents and kangaroos to different patterns and forms of running 278
Adaptation to metalocomotor running pattern 278
Adaptation to dilocomotor dorso-stable and dorso-mobile running pattern in rodents 282
Transformation of limbs muscles in the course of specific adaptation of rodents and kangaroos to different modes and patterns of running . . 283
Adaptation to different modes of metalocomotor running pattern . . . 283
Adaptation to dilocomotor dorso-mobile and dorso-stable running pattern in rodents 291
Causes and pathways of changes in locomotor organs of rodents and kangaroo 296

Chapter IX. Patterns and modes of running in mammals 299
Classification of running patterns 299
Classification of running modes 303
Gaits, pattern and modes of running 306
Peculiarities of locomotor organs morphology relevant to patterns and modes of running in mammals 309
Peculiarities of the spinal column structure 309
Peculiarities of limbs skeleton structure 311
Peculiarities of muscule structure of the limbs and their relation to patterns and modes of running 315
Comparative evaluation of various systems of typological groups of locomotion and locomotar apparatus 320

References 325

Петр Петрович Гамбарян

БЕГ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Приспособительные особенности органов движения

Утверждено к печати
Зоологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства Н. И. Арронет
Художник Д. А. Андреев
Технический редактор И. М. Кашеварова
Корректоры Л. Б. Лисой и Т. Б. Синельникова

Сдано в набор 28/II 1972 г. Подписано к печати 22/VIII 1972 г. Формат бумаги 70×108 1/16. Бумага № 1. Печ. л. 21=29.40 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 29.76. Изд. № 4545. Тип. зак. № 919. М-14622. Тираж 1600.
Цена 2 руб.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

В магазинах конторы «Академкнига» имеются в наличии книги:

Биологическое значение и функциональная детерминация поведения животных. 1965. 92 стр. Цена 41 коп.

Быков К. М., Слоним А. Д. **Исследования сложнорефлекторной деятельности животных и человека в естественных условиях.** 1960. 204 стр. Цена 1 р. 12 к.

Бэр К. М. **История развития животных. Наблюдения и размышления.** Том II. («Классики науки»). 1953. 626 стр. Цена 50 коп.

Миграции животных. Вып. 5. 1968. 188 стр. Цена 85 коп.

Морфология и экология позвоночных. (Труды Зоологического института, том 48). 1971. 308 стр. Цена 2 р. 64 к.

Северный олень в Карельской АССР. (Морфология, систематика, экология, физиология, вопросы оленеводства). 1962. 180 стр. Цена 96 коп.

Слоним А. Д. **Физиология терморегуляции и термической адаптации у сельскохозяйственных животных.** 1966. 146 стр. Цена 60 коп.

Суханов В. Б. **Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод.** 1968. 227 стр. Цена 1 р. 80 к.

Физиолого-генетические исследования адаптаций у животных. 1967. 192 стр. Цена 96 коп.

ЗАКАЗЫ ПРОСИМ ПРИСЫЛАТЬ ПО АДРЕСУ:

117463, **Москва,** Мичуринский пр., 12.
Магазин «Книга — почтой» «Академкнига».

197110, **Ленинград,** Петрозаводская ул., 7.
Магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига».